

Digitized by the Internet Archive
in 2012

HANDBUCH DER NORMALEN UND PATHOLOGISCHEN PHYSIOLOGIE

MIT BERÜCKSICHTIGUNG DER
EXPERIMENTELLEN PHARMAKOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

A. BETHE · G. v. BERGMANN
FRANKFURT A. M. BERLIN

G. EMBDEN · A. ELLINGER†
FRANKFURT A. M.

ACHTER BAND / ZWEITE HÄLFTE
ENERGIEUMSATZ

ZWEITER TEIL

D/II. III. ELEKTRISCHE ENERGIE
LICHTENERGIE

MIT 207 ABBILDUNGEN



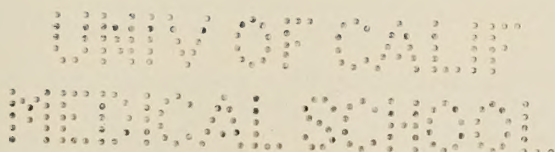
BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1928

ENERGIEUMSATZ

ZWEITER TEIL ELEKTRISCHE ENERGIE LICHTENERGIE

BEARBEITET VON
M. CREMER · W. EINTHOVEN † · M. GILDEMEISTER
P. HOFFMANN · G. KLEIN · E. MANGOLD
H. ROSENBERG · K. STERN

MIT 207 ABBILDUNGEN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1928

The image shows a large, rectangular document, likely a map or a technical drawing, which is extremely faded and mostly illegible. It contains various markings, including what appear to be letters, numbers, and possibly lines or shapes, but they are too light to discern clearly. The document is oriented horizontally and occupies most of the page.

QP31
H22
v. 8, 2
1928

Inhaltsverzeichnis.

Elektrische Energie (Elektrobiologie).

Die passiv-elektrischen Erscheinungen im Tier- und Pflanzenreich.	Seite
Von Professor Dr. MARTIN GILDEMEISTER-Leipzig. Mit 9 Abbildungen	657
Erstes Kapitel: Der elektrische Leitungswiderstand	658
A. Gesamtkörper und Haut des Menschen	658
I. Kontinuierliche Ströme	658
Größe und Abstand der Elektroden S. 658. — Zeitliche Verhältnisse S. 659. — Spannung der Stromquelle S. 659. — Benetzung der Haut mit verschiedenen Flüssigkeiten. Unterschied von Anode und Kathode S. 660. — Sonstige Einflüsse S. 661. — Absolute Werte des Gleichstromwiderstandes, insbesondere Minimalwerte S. 662. — Der Gleichstromwiderstand unmittelbar nach der Einschaltung (die Anfangszacke des Stromes) S. 662. — Schwankungen des Gleichstromwiderstandes infolge der Erregung S. 664.	
II. Stromstöße	664
III. Theorien der Variabilität des Gleichstromwiderstandes.	666
IV. Allgemeines über Widerstand, Kapazität und Polarisisation	668
V. Wechselströme	672
Impedanz S. 673. — Wirkwiderstand S. 673.	
B. Gesamtkörper und Haut der Tiere	675
C. Pflanzen	675
D. Tierische Organe und Gewebe ausschließlich der Haut	677
Muskeln S. 677. — Nerven S. 678. — Andere Organe S. 680.	
E. Suspensionen	681
Zweites Kapitel: Die sekundär-elektromotorischen Erscheinungen.	682
A. Ladungserscheinungen an tierischen Organen	683
B. Indirekte Bestimmung der Gegenspannungen	684
C. Kapazität	684
Physiologische Angaben über Kapazität S. 686. — Abhängigkeit von der Meßfrequenz S. 686. — Veränderungen durch physikalische Faktoren S. 688. — Chemische Einflüsse S. 688. — Veränderungen an überlebenden und absterbenden Organen S. 688. — Veränderungen durch den Strom S. 688. — Veränderungen infolge der Erregung S. 689. — Pathologisches S. 689. — Numerische Werte für normale Menschenhaut S. 690.	
D. Theorien der Gegenkräfte und der Kapazität	690
E. Reaktionsänderungen bei der Durchströmung	693
F. Über Polarisierbarkeit und Permeabilität	693
G. Über Gegenkräfte und Kapazität als Fehlerquellen in der Elektrophysiologie	695
Anhang: Der FLEISCHLEFFekt	696
Drittes Kapitel: Der Elektrotonus	699
Vorkommen S. 700. — Abhängigkeit von verschiedenen Variablen S. 700. — Theoretisches S. 700.	
Ruhe- und Aktionsströme von Muskeln und Nerven.	
Von Professor Dr. PAUL HOFFMANN-Freiburg i. Br. Mit 48 Abbildungen	703
Methodik	703
I. Ruheströme des Muskels	704
a) Verletzungsströme	704
b) Entstehen von Strömen im Muskel durch thermische Differenz (Thermoströme des Muskels)	708
c) Entstehen von Strömen am ruhenden unverletzten Muskel durch mechanische Einwirkung (Deformationsströme nach DE MEYER)	708

	Seite
II. Aktionsströme des Muskels	708
a) Die Grundlagen	709
b) Aktionsströme veränderter und vergifteter Muskeln	719
c) Aktionsströme der Skelettmuskulatur bei natürlicher Erregung	720
d) Willkürliche Aktionsströme bei krankhaften Zuständen der Muskulatur und des Zentralnervensystems	728
e) Aktionsströme im Strychnintetanus	728
f) Aktionsströme bei sog. tonischen Zuständen der Muskulatur	729
g) Aktionsströme beim Umklammerungsreflex des Frosches	730
h) Versuche mit Kühlung bestimmter Teile des Rückenmarks	731
i) Aktionsströme der Skelettmuskulatur bei Reizung der Großhirnrinde	731
k) Aktionsströme der Augenmuskeln	731
l) Aktionsströme bei reflektorischer Tätigkeit	732
m) Zusammenhang von Aktionsstrom und Zuckung	734
III. Demarkationsströme und Aktionsströme der glatten Muskeln	735
IV. Ruhestrome des Nerven	738
V. Aktionsströme des Nerven	741
Aktionsströme markloser Nerven	757
Ruhestrome bei Pflanzen. Von Dr. KURT STERN-Frankfurt a. M. Mit einer Abbildung	759
I. Allgemeine Charakterisierung der Ruhestrome	759
II. Spezielle Charakterisierung der Ruhestrome	759
1. Ruhestrome bei innerer Asymmetrie	759
2. Ruhestrome bei äußerer Asymmetrie	762
3. Abhängigkeit der pflanzlichen Ruhestrome von verschiedenen Faktoren	764
Die Elektrizitätserzeugung der Haut und der Drüsen. Von Professor Dr. MARTIN GILDEMEISTER-Leipzig. Mit 4 Abbildungen	766
A. Ältere Untersuchungen über die Hautpotentiale	768
I. Bestandpotentiale	768
a) Kaltblüter	768
b) Warmblüter	769
II. Antwortpotentiale	769
a) Kaltblüter	769
b) Warmblüter	770
III. Theoretisches	770
B. Neuere Arbeiten über die Haut	771
IV. Der Konzentrationseffekt an der Haut	773
C. Drüsen	774
D. Der galvanische Hautreflex	775
a) Der gHR ohne Hilfsstrom	776
b) Der gHR mit Hilfsstrom (das VERAGUTHSCHE Phänomen)	777
Die Aktionsströme des Herzens (Elektrokardiogramm). Von Professor Dr. W. EINTHOVEN†-Leiden. Mit 96 Abbildungen	785
I. Einleitung	785
II. Methodisches	786
a) Die Meßinstrumente	786
b) Polarisation und elektrostatische Kapazität	787
c) Die Elektroden	789
d) Gleichzeitige Registrierung bei mehrfacher Ableitung	790
III. Die Grundformen des Ekg.	792
A. Beim Menschen	792
a) Allgemeines	792
b) Abweichungen der Grundform	793
c) Nähere Betrachtungen der einzelnen Zacken	794
B. Bei den Wirbeltieren	796
C. Bei wirbellosen Tieren	798
IV. Verschiedene Einflüsse, welche die Form des Ekg. bedingen. Richtung und manifeste Größe der Potentialschwankungen im Herzen	798
1. Der Einfluß der Stellen, von denen der Strom abgeleitet wird	798
A. Die allgemein üblichen Stromableitungen	798
B. Richtung und manifeste Größe der Potentialschwankungen im mensch- lichen Herzen	803
2. Allgemeines über die Lageveränderungen des Herzens	804

	Seite
3. Die Körperlage	806
4. Die Atembewegungen.	807
5. Vagusreizung	809
A. Elektrische Erscheinungen in den Vorhöfen	809
B. Einfluß auf die Kammern	812
C. Einfluß auf das Reizleitungssystem	814
6. Verschiedene andere Umstände, die die Form des Ekg. beeinflussen	815
A. Lokale Erwärmung und Kühlung	816
B. Gesteigerte Herzfrequenz.	816
C. Verabreichung von Giften	817
V. Über den Zusammenhang zwischen Elektro- und Mechanokardiogrammen und über das Ekg. als Mittel zur Beurteilung der Kraft der Systole	818
A. Die Inkongruenz zwischen den Kurven	818
B. Der Scheinbeweis des stillstehenden Herzens, während die Aktionsströme sich rhythmisch zu entwickeln fortfahren	821
C. Das Ekg. und die Kraft der Systole	824
VI. Die zeitlichen Verhältnisse.	825
1. Zwischen dem Ekg. bei verschiedenen Ableitungen	825
2. Messungen, die nur ungefähr eine Vorstellung über die zeitlichen Verhältnisse zwischen den mechanischen und elektrischen Erscheinungen der Herzaktion geben können	826
3. Genauere Zeitmessungen	826
VII. Die Deutung des Ekg. und die Reizleitung im Herzen	829
A. Allgemeines	829
B. Die Herzmuskelsegmente	830
C. Die Vorhofzacke <i>P</i>	831
D. Der Kammerkomplex <i>QRST</i>	831
E. Die <i>T</i> -Zacke	835
F. Die äquipotentialen Stellen im Ekg.	836
VIII. Das Ekg in der Pathologie	838
1. Der Sinus	838
a) Sinusarhythmie	838
b) Sino-aurikulärer Block	839
2. Abweichungen im Vorhof-Eg	839
a) Hypertrophie der Vorkammern	839
b) Heterotoper Reiz im Vorhof	840
c) Vorhofflattern (Atriumtachysystolie)	840
d) Vorhofflimmern	842
3. Störungen im atrioventrikulären Bündel	844
A. Blockierung	844
a) Unvollständiger Block im ASCHOFF-TAWARA knoten	844
b) Vollständiger Block im Knoten	845
c) Vollständiger Block in einem der Schenkel	845
d) Unvollständiger Schenkelblock	846
B. Autonome heterotope Reizbildung im Bündel	847
a) Reizbildung im Knoten von ASCHOFF-TAWARA	847
b) Entschlüpfen eines heterotopen Reizes und retrograde Reizleitung	848
c) Erhöhte Reizbarkeit und verfrühte Kammersystolen	849
d) Reizbildung in einem der Schenkel	849
e) Interpolierte Systolen	851
f) Die Kraft einer atypischen Herzsystole	851
g) Herzbigeminie	853
C. Die erhöhten Frequenzen	854
a) Einfache Tachykardie	854
b) Paroxysmale Tachykardie durch erhöhte Reizbarkeit der Vorhöfe	855
c) Tachykardie beim Vorhofflattern	856
d) Tachykardie bei Vorhofflimmern	856
e) Ventrikuläre paroxysmale Tachykardie	856
4. Abweichungen im Kammerwinkel	857
a) Abgeschwächte Systolen mit niedrigen <i>T</i> -Zacken in den drei Abteilungen	857
b) Pulsus alternans.	857
c) Einseitige Hypertrophie des Herzens	859

Aktionsströme bei Pflanzen. Von Dr. KURT STERN-Frankfurt a. M. Mit 8 Abbildungen 863

I. Allgemeine Charakteristik 863

	Seite
II. Abhängigkeit der Aktionsströme von verschiedenen Bedingungen	864
A. Die Abhängigkeit der Aktionsströme von äußeren Bedingungen	864
1. Einfluß der Entfernung zwischen Reizort und Ableitungselektrode	864
2. Einfluß von Intensität und Zahl der Reize	864
3. Einfluß der Temperatur	865
4. Einfluß des elektrischen Stromes	865
B. Die Abhängigkeit der Aktionsströme von inneren Bedingungen	866
III. Spezielle Eigenschaften der Aktionsströme	867
A. Im Hinblick auf die Art des Reizmittels	867
1. Einflüsse chemischer Agentien	867
2. Einfluß elektrischer Reize	868
3. Einfluß von Wasserbewegung	868
4. Einfluß von Lichtreizen	869
5. Die Wirkung von Berührungsreizen	870
6. Die Wirkung innerer Reize	870
B. Im Hinblick auf die Art des gereizten Gewebes	871
IV. Erklärungsversuche der Aktionsströme bei Pflanzen	874
Die elektrischen Organe. Von Privatdozent Dr. HANS ROSENBERG-Berlin. Mit 29 Ab- bildungen	876
I. Geschichtliches und Allgemeines	876
II. Anatomie	879
1. Organisation und Entwicklungsgeschichte	879
2. Raja und Mormyrus	880
3. Torpedo	884
4. Gymnotus electricus	887
5. Malopterurus electricus	890
6. Astroscopus, Steatogenes	894
III. Physiologie.	896
1. Allgemeine Charakteristik des Fischschlages	896
2. Schlagverlauf, Latenz, periphere Periodik	896
3. Refraktärperiode, supernormale Phase, Summation	903
4. Reflexentladung, Temperatureinfluß	904
5. Elektromotorische Kraft der Einzelplatte	908
6. Ermüdung.	910
7. Pharmakologisches (Strychnin, Curare, Veratrin, Narkose)	911
8. Immunität, Erregbarkeit und sonstiges Verhalten der elektrischen Nerven	913
9. Zentrale Lokalisation	916
10. Schlagrichtung	917
11. Ruhestrom, Widerstand, Polarisierung, Elektrotonus	918
12. Chemische Zusammensetzung, Stoffwechsel, Lebensbedingungen	919
13. Theorie der Stromerzeugung	921
Die sekundären Wirkungen zugeführter Elektrizität. Von Privatdozent Dr. HANS ROSENBERG-Berlin	926
Einleitung	927
I. Allgemeine Wirkungen	928
1. Gleich- und niederfrequente Wechselströme	928
2. Statische Elektrizität	945
3. Elektrodynamische und magnetische Felder (Nieder- und Hochfrequenz)	947
4. Hochfrequenzströme	953
II. Spezielle Wirkungen	956
1. Konstanter Gleich- und niederfrequenter (sinusoidaler) Wechselstrom	956
2. Intermittierender Gleichstrom (Elektronarkose durch konstante, inter- mittierende und sinusoidale Ströme)	979
3. Induktionsströme	984
4. Kondensatorentladungen (Blitzschlag)	986
5. Statische Elektrizität	992
6. Hochfrequenzströme und hochfrequente Wechselfelder	993
Anhang: Elektrolyse	996
Ursache der elektrischen Erscheinungen. Von Professor Dr. MAX CREMER-Berlin. Mit 5 Abbildungen	999
Vorbemerkungen	999

	Seite
1. NERNST resp. NERNST und RIESENFELD	999
2. Untersuchungen von LUTHER	1005
3. Bemerkungen zu dem LUTHERschen Standpunkt, betreffend Potentialdifferenz reversibler Elektroden in zwei im Gleichgewicht stehenden Phasen	1007
4. Theorie von VAN LAAR	1008
5. Theorieansätze von ABEL	1010
6. Versuche CREMERS aus dem Jahre 1906	1011
CREMERS Untersuchungen über die Glasketten	1013
Versuche CREMERS an eigentlichen diphasischen Ketten	1016
7. Theorie von HABER, AgCl-Ketten betreffend	1018
8. Experimentelle Ergebnisse von HABER und KLEMENSIEWICZ	1019
9. HABERS Theorie der Glasketten	1021
10. BEUTNERS experimentelle Anordnung	1022
11. Weitere Kritik an den theoretischen Gesichtspunkten BEUTNERS	1026
12. Eine Konzentrationskettenberechnung von WOSNESSENKY	1028
13. Spätere Versuche aus CREMERS Laboratorium	1029
14. Arbeiten von E. BAUR und seinen Schülern. DEBYES Theorie	1032
15. Die Donnanpotentiale	1036
16. Bemerkungen über die einfachsten diphasischen Ketten	1041
Die Versuche an Eiweißphasen	1044
17. Polarisation. Versuche von BETHE und TOROPOFF	1046
18. Einfluß der BETHESchen Versuche auf die Theorie, welche die Membranen als Ionensiebe betrachtet	1049
19. MICHAELIS und die Porenmembranen	1050
20. Schlußbetrachtung	1052

Lichtenergie.

Die Lichtentwicklung bei Pflanzen. Von Professor Dr. GUSTAV KLEIN-Wien.

Mit einer Abbildung	1057
Leuchtende Pilze.	1057
Leuchtbakterien	1059
Die Eigenschaften des pflanzlichen Lichtes	1061
Pathogenität.	1064
Ernährung	1064
Andere chemische und physikalische Faktoren. Sauerstoff	1065
Wasser	1065
Salze, Säuren und Alkalien	1065
Temperatur	1068
Licht	1068
Das scheinbare Leuchten von Pflanzen.	1069
Die chemische Natur des Leuchtvorganges	1069

Die Produktion von Lichtenergie bei Tieren. Von Professor Dr. ERNST MANGOLD-Berlin. Mit 6 Abbildungen

Nachträge und Berichtigungen zu Bd. VIII/1.	1083
Sachverzeichnis	1084

Elektrische Energie (Elektrobiologie).

Die passiv-elektrischen Erscheinungen im Tier- und Pflanzenreich.

Von

M. GILDEMEISTER

Leipzig.

Mit 9 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

HERMANN, L.: Handb. d. Physiologie Bd. I, S. 86; Bd. II/1, S. 27 u. 157. 1879. — BIEDERMANN, W.: Elektrophysiologie, S. 376, 670, 823. 1895. — WALLER, A. D.: Tierische Elektrizität, S. 80ff. Leipzig 1899. — Die Kennzeichen des Lebens, S. 54ff. Berlin 1905. — v. FREY, M. u. M. CREMER: Nagels Handb. d. Physiologie Bd. IV, S. 519, 904ff. 1909. — BERNSTEIN, J.: Elektrobiologie, Kap. 7. Braunschweig 1912. — v. TSCHERMAK, A.: Allgemeine Physiologie Bd. I, Kap. 5. Berlin 1924. — HÖBER, R.: Physik. Chemie der Zelle und der Gewebe 6. Aufl., Kap. 8, 9, 10 u. 12. Leipzig 1926.

Es bestehen mannigfache Beziehungen zwischen der Elektrizität und der Tier- und Pflanzenwelt. Es sei auf die schon im Altertum bekannten elektrischen Fische hingewiesen, deren schmerzhafter Schlag beweist, daß der tierische Körper einerseits Elektrizitätsquelle sein kann, andererseits auf zugeführte Elektrizität mit Empfindungen oder Bewegungen antwortet. Diese beiden Gebiete: Elektrizitätsproduktion durch Lebensäußerungen und elektrische Reizphysiologie, werden an anderer Stelle dieses Handbuches behandelt und sollen deshalb hier übergangen werden. Es bleiben noch Gebiete übrig, die man unter dem Namen der *passiv-elektrischen Erscheinungen* zusammenfassen kann, insofern als die tierischen oder pflanzlichen Gewebe daran mit Stoffwechselvorgängen nicht oder nur sekundär beteiligt sind.

Als im Gefolge der Entdeckungen von GALVANI und VOLTA am Anfange des 19. Jahrhunderts die Elektrizität in der Physiologie eine Rolle zu spielen anfang und man nach Maß und Zahl zu fragen begann, tauchte bald die Frage nach dem elektrischen Leitungswiderstande des Körpers und seiner Teile auf. So einfach diese Frage bei homogenem und physikalisch-chemisch wohldefiniertem Material liegt, so schwierig hat sie sich im vorliegenden Fall erwiesen. Wir müssen ihr eine längere Erörterung widmen, zumal da sie eng mit anderen Gebieten der Physiologie und mit der klinischen Medizin verknüpft ist.

Etwa um dieselbe Zeit (PELTIER 1834) wurde entdeckt, daß der tierische Körper zugeführte Elektrizität nach Art eines Kondensators oder einer Polarisationszelle aufzuspeichern und nach Unterbrechung des Ladestromes wieder herzugeben vermag. Ähnliche Eigenschaften, von DU BOIS-REYMOND mit dem Sammelnamen „sekundär-elektromotorische“ benannt, wurden später auch an *einzelnen Geweben* entdeckt. Von diesen wird im zweiten Kapitel dieses Aufsatzes die Rede sein.

Verwandt hiermit ist der sog. physikalische Elektrotonus, der im dritten Kapitel behandelt wird.

Erstes Kapitel.

Der elektrische Leitungswiderstand.

Schon im 18. Jahrhundert war es bekannt, daß der tierische Körper den Strom leitet. A. v. HUMBOLDT fand, daß das Leitungsvermögen sehr verbessert wird, wenn die Oberhaut durch ein Blasenpflaster entfernt wird¹⁾. Genauere Feststellungen waren erst möglich, als OHM den Begriff des Leitungswiderstandes aufgestellt und Mittel zur Messung dieser Größe an die Hand gegeben hatte. Die ersten Messungen von ED. WEBER, POUILLET sowie LENZ und PTSCHELNIKOFF wurden, wie E. DU BOIS-REYMOND in seiner Darstellung der bis zum Jahre 1849 gemachten Forschungen²⁾ betont, dadurch entwertet, daß man damals den störenden Einfluß der Elektrodenpolarisation noch nicht zu vermeiden wußte. Es ergab sich, daß der Körper etwa so gut leitet wie eine stark verdünnte Salzlösung; nur den Nerven glaubten einige Forscher ein bedeutend besseres Leitvermögen zuschreiben zu müssen³⁾.

Hervorzuheben ist, daß ED. WEBER Stromstöße einer magnet-elektrischen Maschine benutzte und dabei den Widerstand kleiner für kurze starke als für lange schwache Stöße fand, ein Befund, der viel später nochmals (an Nerven) von v. FLEISCHL erhoben worden ist. Mit dem Widerstand gegen Stromstöße und dem sog. Fleischleffekt, der für die Theorie der einschlägigen Erscheinungen wichtig geworden ist, werden wir uns in späteren Abschnitten noch zu beschäftigen haben⁴⁾.

Etwa um die Mitte des 19. Jahrhunderts wurde die Elektrizität ein diagnostisches und therapeutisches Hilfsmittel der Kliniker, was der Anlaß zu genaueren Messungen wurde. Es ergab sich die bemerkenswerte Tatsache, daß der Widerstand, je nach der Stromquelle (konstante Batterie, Induktionsapparat, Kondensator usw.), sehr verschieden erschien, und daß auch die Intensität der Meßströme, die Dauer der Durchströmung, die Frequenz (bei Wechselströmen), die Elektroden usw. von Einfluß waren. Es ist deshalb notwendig, die einzelnen Meßmethoden gesondert zu besprechen. Zunächst soll nur vom menschlichen Körper die Rede sein, da hier die Abweichungen von einem „OHMSchen Widerstand“ (einem idealen Rheostaten) am deutlichsten sind.

A. Gesamtkörper und Haut des Menschen.**I. Kontinuierliche Ströme.**

So sollen die von konstanten Batterien gelieferten Ströme genannt werden. Der alte Name „konstante Ströme“ ist aus leicht verständlichen Gründen nicht gut. Es haben sich folgende Umstände als wichtig erwiesen.

a) **Größe und Abstand der Elektroden.** Daß es in Anbetracht der von HUMBOLDT entdeckten Tatsache, daß der Widerstand hauptsächlich in der Haut seinen Sitz hat⁵⁾, darauf ankommt, in wie breiter Bahn der Strom in den Körper eintritt, ist leicht verständlich. So betont schon ED. WEBER ausdrücklich, daß der Widerstand mit Vergrößerung der Elektroden etwa umgekehrt

¹⁾ Oft wiederholt und bestätigt, auch an Leichen.

²⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen über tierische Elektrizität, Bd. II 2, S. 188.

³⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: a. a. O. S. 190. In neuerer Zeit ist dasselbe noch mehrfach behauptet worden; s. darüber unten S. 678.

⁴⁾ S. 664 und 696.

⁵⁾ Verletzungen der Epidermis setzen den Gleichstromwiderstand sehr herab. Siehe auch JOLLY, F.: Untersuchungen über den elektrischen Leitungswiderstand des menschlichen Körpers. Straßburg 1884.

ihrer Fläche abnimmt, und viele andere Forscher haben das bestätigt¹⁾. Natürlich können besondere Umstände (darunterliegende schlechtleitende Knochen, Fett u. dgl.) die Leitungsverhältnisse verwickelter machen.

Wie leicht verständlich, spielt unter diesen Umständen der Elektrodenabstand keine bedeutende Rolle.

b) Zeitliche Verhältnisse. R. REMAK²⁾ war der erste, der auf das langsame Wandern des Galvanometerzeigers im Sinne einer allmählichen Verkleinerung des Widerstandes bei Verwendung einer nicht zu schwachen Stromquelle (einige Volt) aufmerksam machte. H. MUNK³⁾ fand dann, daß der Widerstand ganz besonders stark durch mehrfache Stromwendung herabgesetzt wird. Jedoch gilt das nicht für alle Körperteile: der Gleichstromwiderstand der Handteller und Fußsohlen, der anfangs bedeutend kleiner ist als an anderen Körperstellen, nimmt im allgemeinen mit der Zeit zu [F. JOLLY⁴⁾]. Die allmähliche Wanderung des Stromzeigers wird in der heutigen klinischen Literatur häufig die „Ruhekurve“ genannt (Abszissen = Zeiten, Ordinaten = Stromstärken); JOLLY hat also gefunden, daß, angelegte Spannungen von wenigen Volt vorausgesetzt, die Ruhekurve sich für die meisten Körperstellen von der Abszissenachse entfernt, für Hand- und Fußflächen aber sich ihr nähert. Jedoch läßt sich leicht zeigen, daß hier nur ein gradueller Unterschied besteht; bei sehr geringer elektrischer Spannung kann man überall eine fallende, bei sehr hoher, z. B. 30–40 Volt, auch an Hand und Fuß eine steigende Ruhekurve erzielen⁵⁾. Der Umkehrpunkt der Spannung (Grenze zwischen Konstanz und zeitlicher Abnahme des Widerstandes) liegt also an verschiedenen Hautstellen verschieden. Das Wandern des Stromzeigers hört nach einigen Minuten bis Viertelstunden auf.

c) Spannung der Stromquelle. Die in den letzten Sätzen schon angedeutete Tatsache, daß der Widerstand auch von der angelegten Spannung (und damit mit der Stromdichte in der Haut) zusammenhängt, ist wohl zuerst von G. GÄRTNER⁶⁾ klar erkannt worden. Im allgemeinen nimmt oberhalb einer gewissen, für Hand- und Fußfläche wieder beträchtlich höher als sonstwo liegenden Spannung der Strom mehr zu als die Spannung, wenn man die letztere steigert. Mit anderen Worten: je höher die Spannung (und je stärker und dichter ceteris paribus der Strom), desto niedriger der Widerstand⁷⁾. GÄRTNER⁸⁾ hat gezeigt, daß das schon für Ströme von $\frac{1}{4}$ Sekunde Dauer gilt⁹⁾,

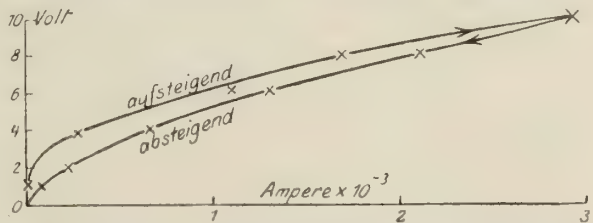


Abb. 137. Stromspannungskurve (Charakteristik) des menschlichen Körpers. Aufgenommen mit Strömen längerer Dauer.

¹⁾ Eine genaue Proportionalität ist nicht zu erwarten. Denn wäre der Körper in bezug auf seine Leitfähigkeit homogen und im Verhältnis zu den Elektroden so groß, daß er als unbegrenzt angesehen werden könnte, so wäre der Widerstand für kreisförmige Elektroden umgekehrt proportional ihrem Durchmesser und nicht ihrer Fläche.

²⁾ REMAK, R.: Galvanotherapie der Muskel- und Nervenkrankheiten. Berlin 1858.

³⁾ MUNK, H.: Arch. f. Anat. (u. Physiol.) 1873, S. 241 u. 505.

⁴⁾ JOLLY, F.: Untersuchungen über den elektrischen Leitungswiderstand des menschlichen Körpers. Straßburg 1884.

⁵⁾ GILDEMEISTER, M.: Elektrot. Zeitschr. 1919, H. 38.

⁶⁾ GÄRTNER, G.: Med. Jahrb. d. k. k. Ges. d. Ärzte (Wien) 1882, S. 519.

⁷⁾ Über die nach starken Gleichströmen äußerlich sichtbaren Hauterscheinungen siehe H. ZIEMSEN: Die Elektrizität in der Medizin, 4. Aufl. — EBBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 300. 1922. — REIN, H.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 84, S. 118. 1926.

⁸⁾ GÄRTNER, G.: Med. Jahrb. d. k. k. Ges. d. Ärzte (Wien) 1885, S. 389.

⁹⁾ GÄRTNER, G.: Med. Jahrb. d. k. k. Ges. d. Ärzte (Wien) 1886, S. 161.

daß sich also die Senkung des Widerstandes unter Stromeinfluß schon in sehr kurzen Zeiten abspielt. Näheres darüber S. 662 unter g¹⁾.

(Geht man wieder zurück zu schwächeren Spannungen, so zeigt sich eine, bei vorheriger starker Durchströmung lange Zeit andauernde, Depression des Widerstandes [Hysterese]²⁾. Am besten wird dies durch die Stromspannungskurve veranschaulicht, die nach dem Gesagten gekrümmt verläuft und beim Auf- und Abstieg eine Schleife bildet³⁾ (Abb. 137).

Für die Theorie ist wichtig, daß die hier unter b) und c) geschilderten Erscheinungen sich auch bei frischen Leichen und frischer abgetrennter Haut finden, jedoch nicht bei gebrühter (GÄRTNER, MARTIUS).

d) Benetzung der Haut mit verschiedenen Flüssigkeiten. Unterschiede der Anode und Kathode. Die meisten älteren Versuche sind mit physiologischer Kochsalzlösung als benetzender Flüssigkeit gemacht worden⁴⁾. GÄRTNER⁵⁾ gibt an, daß Kalilauge und Ammoniak den Widerstand stark herabsetzen. Dasselbe gibt BRANDENBURG⁶⁾ in bezug auf Formalinlösung an. Systematische Untersuchungen darüber sind zuerst von LEDUC⁷⁾ angestellt worden; nach diesem Forscher sollte es bei Salzlösungen in erster Linie auf die Wertigkeit des Kations ankommen. Jedoch sind die Ergebnisse LEDUCS nach BELOUSS⁸⁾ durch die gleichzeitige Polarisierung der Zinnelektroden getrübt.

Verwendet man unpolarisierbare Elektroden gleicher Größe und physiologische Kochsalzlösung, so sinkt im allgemeinen (s. S. 659) der Widerstand mit der Zeit. Wendet man jetzt den Strom, so sinkt er zuerst noch mehr; nach einigen weiteren Wendungen aber erfolgen nur noch Schwankungen um einen Mittelwert, derart, daß bei jeder Wendung der Strom zuerst ein wenig ansteigt, um dann allmählich wieder etwas zu sinken. Verwendet man eine große und eine kleine Elektrode, so werden sich hauptsächlich die Widerstandsschwankungen unter der kleineren (wegen der größeren Dichtigkeit) geltend machen, und man sieht dann, daß der Widerstand jedesmal an der Anode zunimmt⁹⁾. Es sei nochmals betont, daß das aber nur gilt, wenn der Widerstand durch mehrfache Wendung schon stark unter seinen Anfangswert herabgedrückt ist; beim Beginn des Versuches liegen die Verhältnisse weniger einfach.

¹⁾ GÄRTNER schloß daraus, daß der Widerstand in der allerersten Zeit nach Stromschluß sehr groß sei (irrtümlich habe ich diese Angabe [Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 89] anders gedeutet). Wir werden weiter unten S. 662 sehen, daß die Verhältnisse nicht so liegen.

²⁾ Zuerst von GÄRTNER gefunden, von JOLLY besonders hervorgehoben. Nach einiger Zeit (die desto länger ist, je stärker der Strom war) ist die Depression wieder abgeklungen (GÄRTNER), auch bei der Leiche.

³⁾ Über die „Reparationsvorgänge“ nach Beendigung der Durchströmung siehe L. NEU, Journ. de radiol. Bd. 10, S. 219. 1926. Der Widerstand steigt unter Umständen in den nächsten Viertelstunden über den Anfangswert.

⁴⁾ LENZ u. PTSCHELNIKOFF haben verdünnte Schwefelsäure benutzt.

⁵⁾ GÄRTNER, G.: Med. Jahrb. d. k. k. Ges. d. Ärzte (Wien) 1888, S. 509.

⁶⁾ BRANDENBURG, K.: Münch. med. Wochenschr. 1917, Nr. 48. — Nach neueren im Leipziger Institut gemachten Erfahrungen wirken Enthaarungsmittel (Sulfide) in demselben Sinne, vielleicht wegen teilweiser Beseitigung oder Erweichung der Hornschichten.

⁷⁾ LEDUC, St.: Arch. d'électr. méd. Nr. 171, 12. 8. 1905; Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 6, S. 392. 1904.

⁸⁾ BELOUSS, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 162, S. 507. 1915.

⁹⁾ MUNK, H.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1873, S. 505. GÄRTNER (3) gibt das Umgekehrte an; wahrscheinlich meint er aber die ziemlich verwickelten Erscheinungen, die bei den ersten Wendungen zu beobachten sind. Außerdem experimentierte er an der Vola manus, an der ja in mancher Beziehung abweichende Verhältnisse herrschen (s. oben S. 659). Siehe dazu die Kurven von BELOUSS (a. a. O. Anm. 8) und die Arbeit von H. REIN: Zeitschr. f. Biol. Bd. 84, S. 118. 1926. Letzterer verwendete $\frac{n}{10}$ - bis $\frac{n}{100}$ -Kaliumchlorldösung. Ferner die kürzlich erschienene Arbeit (ebenda Bd. 85, S. 217. 1926) desselben Autors. Dort auch wichtige Modellversuche an Membranen.

Diese „sekundäre“ Widerstandszunahme durch den Strom ist abhängig vom Kation des Elektrolyten: sie ist gering bei K, größer bei Na, am größten bei Ca (BELOUSS). Das H-Ion wirkt bei geringer Konzentration etwa wie Ca¹⁾, in größerer wie K oder noch weniger (BELOUSS). Über den Einfluß des Anions ist nichts Sicheres bekannt; OH scheint die Widerstandszunahme aufzuheben (JOLLY, BELOUSS, EBBECKE). Narkotica (Chloroform) steigern den Widerstand (EBBECKE), Reizung durch Senfteig setzt ihn herab (JOLLY), später mehrfach von Klinikern bestätigt [ERB²⁾]. Über Atropin, Pilocarpin, Amylnitriteinatmung s. JOLLY.

e) **Sonstige Einflüsse.** Erwärmung setzt den Hautwiderstand herab³⁾, ebenso Druck auf die Haut⁴⁾, ganz besonders aber heftiges Reiben, auch bei Leichen⁵⁾. Ebenso wirken starke Stromstöße, z. B. Induktionsschläge⁶⁾ (nicht aber schwache). Wieweit es sich dabei um die Entstehung elektromotorischer Kräfte (polarisatorische bzw. kondensatorische Ladungen, Aktionsströme, Flammströme u. dgl.) handelt, ist noch nicht systematisch untersucht worden. Siehe darüber auch S. 665 und 682. Während des durch kurzwellige Strahlen hervorgerufenen Erythems ist der Widerstand herabgesetzt⁷⁾.

In der Literatur, namentlich der klinischen, finden sich noch mannigfache hierhergehörige Angaben. Doch sind die Versuchsbedingungen (z. B. Temperatur, Elektrodenflüssigkeit usw.) meistens nicht genügend definiert, so daß hier ein kurzer Hinweis auf die folgenden Arbeiten genügen muß.

Individuell und regionär scheinen große Schwankungen des Gleichstromwiderstandes vorzukommen⁸⁾. K. BRANDENBURG (zitiert auf S. 660) teilt einige pathologische Erfahrungen mit (Ödeme), ferner Änderungen durch nervöse Einflüsse. Bei BASEDOWscher Krankheit ist der Gleichstromwiderstand nach VIGOUROUX⁹⁾ vermindert. (Wechselstrommessungen bei Myxödem s. S. 675).

Die Angabe von H. ALBRECHT¹⁰⁾, daß bei Projektion nervöser Organstörungen auf die Hautperipherie der Gleichstromwiderstand an den betreffenden Hautstellen herabgesetzt sei, wird von J. K. MAYR¹¹⁾ bestritten; es handle sich um die leitfähigkeitssteigernde Wirkung von Hautmuskeln¹²⁾.

¹⁾ EBBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 300. 1922.

²⁾ Nach R. COBET und W. LUEG (Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmacol. Bd. 125, S. 343. 1927) wirkt Senföl nur wenig, dagegen Jodtinktur stark. Die Autoren schließen auf verschiedene Angriffspunkte der Pharmaka.

³⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen über tierische Elektrizität. Bd. II 2, S. 212. Über die ganz besonders starke Wirkung der Kochhitze s. G. GÄRTNER: Zitiert auf S. 659; und M. GILDEMEISTER (Tierhaut): Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 323. 1922 (nach Versuchen von GEBHARDT und KASELOW).

⁴⁾ SILVA u. PESCAROLO: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 47, S. 329. 1891. EBBECKE (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 190, S. 230. 1921) nennt das „die lokale galvanische Reaktion der Haut“ und knüpft daran weitreichende theoretische Folgerungen; s. darüber S. 667, Anm. 1.

⁵⁾ TSCHIRIEW u. DE WATTEVILLE: Brain Bd. 2, S. 173.

⁶⁾ GÄRTNER, G. (zitiert auf S. 659). — JOLLY: a. a. O. S. 659. — WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens. Berlin 1893; Journ. of physiol. Bd. 27, S. XVII. 1901. EBBECKE legt auf diese Erscheinung besonderes Gewicht (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 211, S. 761. 1926) und spricht von „Elektrotonus der Haut“.

⁷⁾ REGELSBERGER, H.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 42, S. 159. 1924. — DIEHL, F.: Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 592. 1927.

⁸⁾ Über Gleichstromwiderstand an verschiedenen Körperstellen s. z. B. JOLLY: zitiert auf S. 659. — ERB, W.: Handb. der Elektrotherapie. S. 48ff. Leipzig 1882. (Große individuelle Schwankungen, anscheinend Einfluß des Lebensalters. Gute Übersicht über die ältere Literatur.)

⁹⁾ VIGOUROUX: zitiert bei SILVA u. PESCAROLO: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 47, S. 329. 1891.

¹⁰⁾ H. ALBRECHT: Die umschriebene Herabsetzung des Gleichstromwiderstandes der menschlichen Haut bei gynäkologischen Neurosen. Leipzig, VOGEL, 1921.

¹¹⁾ MAYR, J. K.: Dermatol. Ztschr. Bd. 35, S. 332. 1922 u. Bd. 36, S. 216. 1922.

¹²⁾ Weitere einschlägige klinische Arbeiten: MARTIUS, F.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 17, S. 864. 1886 (gute Zusammenfassung der älteren Literatur. Wendeversuche mit ungleich großen Elektroden). STINTZING, R. u. E. GRAEBER: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 40, S. 130. 1887 (Literatur).

Nach REIN¹⁾ zeigen sich, wenn die Durchströmung längere Zeit gedauert hat (mit KCl als Elektrodenflüssigkeit) Unterschiede je nach dem Geschlecht der Versuchspersonen.

Über Wunden s. oben S. 658.

f) Absolute Werte des Gleichstromwiderstandes, insbesondere Minimalwerte.

Nach dem Gesagten ist es wohl klar, daß die immer wieder aufgenommenen Versuche, Normalzahlen für den Gleichstromwiderstand aufzustellen, zu keinem befriedigenden Erfolg führen können. Bei Verwendung kleiner Elektroden, fettiger, trockner oder gar stark verhornter Haut, kurzer Durchströmung (s. jedoch unten), niederer Spannung findet man Hunderttausende von Ohm, bei großen und warmen Elektroden, konzentrierten Elektrolyten, besonders alkalischen, langer Durchströmung, mehrfacher Stromwendung, hoher Spannung nur einige hundert Ohm, bei Umgehung der Haut (Einstichelektroden, Entfernung der Epidermis, Ableitung von Schleimhautflächen) auch noch weniger. Das ist wichtig für den Fall, daß es auf möglichste Herabsetzung des Gleichstromwiderstandes ankommt (Ableitung von gewöhnlichen Muskelaktionsströmen, Elektrokardiographie). Ebenso wenig ist es möglich, den spezifischen Gleichstromwiderstand des Körpers im Sinne der technischen Physik (Widerstand des Zentimeterwürfels) anzugeben. Der Hauptgrund dieser Schwierigkeiten (Polarisation) wird noch später zur Sprache kommen.

Eine Frage aus diesem Komplex jedoch bietet besonderes Interesse und muß deshalb hier erwähnt werden. In den letzten Jahrzehnten ist das Problem der industriellen Unfälle durch elektrische Ströme auch von physiologischer Seite mehrfach bearbeitet worden. Bei Berührung spannungsführender Leitungen ereignen sich häufig Todesfälle; die untere Grenze der gefährlichen Spannungen liegt bei 110 Volt oder noch tiefer, die obere ist nicht angebar²⁾. Mittlere Spannungen sind wegen des leicht eintretenden irreparablen Herzkammerflimmerns gefährlicher als hohe (Röntgenapparate erzeugen mehrere 100000 Volt.) Gewöhnlich fließt der Strom dabei von Hand zu Hand, oder von einer Hand durch beide Füße zur Erde. Wie hoch ist in diesen Fällen der Gleichstromwiderstand anzusetzen, d. h. wie stark ist der tödliche Strom? Unmittelbare Messungen am Menschen sind natürlich nicht möglich. KAUFHOLD³⁾ hat bei frischen Leichen mit 110 und 220 Volt zwischen den Händen und zwischen Handflächen und Fußsohle 1500 bis 3000 Ohm gefunden, wobei das Meßinstrument mehrere Sekunden nach Stromeinschaltung abgelesen wurde; es ist anzunehmen, daß wegen der höheren Temperatur bei Lebenden wesentlich kleinere Werte gefunden worden wären. Vielleicht nimmt auch durch Wassertransport in den ersten Sekunden bei so hohen Spannungen der Widerstand wieder zu (sekundärer Widerstand E. DU BOIS-REYMONDS). Ich möchte im Ernstfalle zwischen den angegebenen Körperstellen etwa 300—1000 Ohm für wahrscheinlich halten. Die Beobachtungen bei Unglücksfällen und Hinrichtungen beziehen sich auf Wechselstrom; s. darüber S. 673.

g) Der Gleichstromwiderstand unmittelbar nach der Einschaltung (die Anfangszacke des Stromes). Wie schon oben (S. 660) erwähnt, glaubte GÄRTNER, daß im ersten Augenblicke der Gleichstromwiderstand sehr groß sei. Dieses hat sich aber als falsch erwiesen. DUBOIS [Bern]⁴⁾ fand 1897, daß er im Gegenteil

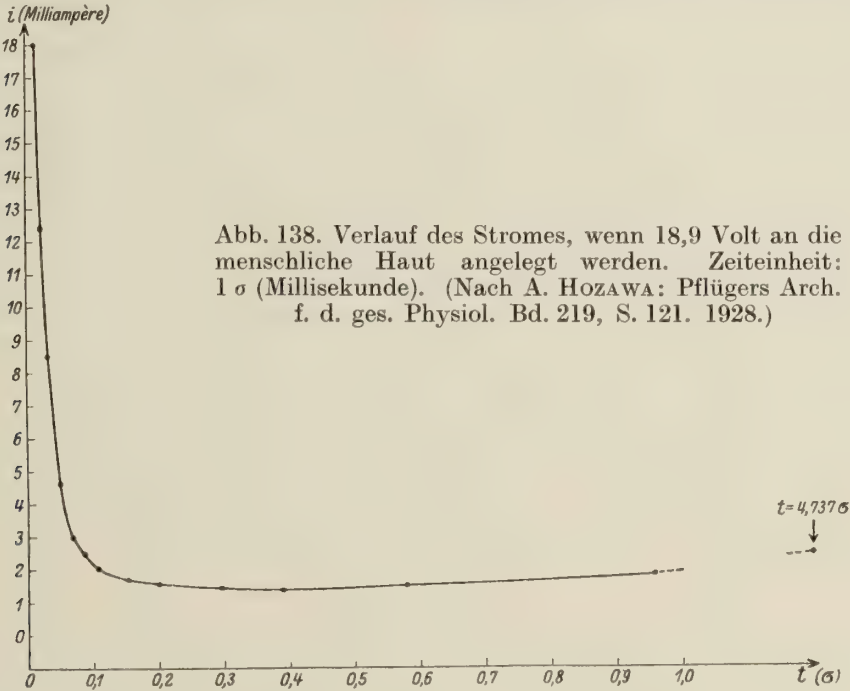
¹⁾ REIN, H.: Zeitschr. f. Biol. 84, S. 118. 1926.

²⁾ Es kommt nur auf den Strom an, nicht auf die Spannung (Siehe dazu G. WEISS, Sur les effets physiologiques des courants électriques. GAUTHIER-VILLARS, Paris 1912). Die obigen Angaben gelten deshalb für den Körper unter durchschnittlichen Bedingungen.

³⁾ KAUFHOLD, R.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1919, S. 189.

⁴⁾ DUBOIS: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Paris, Bd. 125, S. 94. 1897; Bd. 126, S. 1790. 1898. In der ersten Arbeit ist die Beobachtung irrtümlich

zuerst äußerst klein ist. Das zeigt sich besonders deutlich, wenn man den Stromverlauf mit dem Saitengalvanometer registriert¹⁾; es entsteht dann eine „Anfangszacke“. Wie hoch diese Zacke ist, d. h. wie klein der Widerstand, ist allerdings aus den saitengalvanometrischen Kurven nicht zu entnehmen, denn selbst die schnellste Saite ist immer noch viel zu träge, als daß sie die tatsächlichen Vorgänge treu registrieren könnte. Erst die Verwendung von Rheotomen²⁾, besonders des HELMHOLTZschen Pendels, hat gezeigt, daß der Anfangswiderstand 10 bis 100mal kleiner sein kann, als der nach Zehntel oder ganzen Sekunden zu beobachtende. Das ist von großer Wichtigkeit für die Reizphysiologie und die Elektrodiagnostik; denn da sich die Reizwirkung des Stromes in den allerersten



Zeiten seines Fließens abspielt, kommt es nicht auf diejenige Stromstärke an, die man, frühestens nach einer Sekunde, an einem der üblichen Milliamperemeter abliest.

Über diese Anfangszacke ist noch wenig bekannt. Nach A. STROHL und HOZAWA (a. a. O., Anm. 2) dauert sie, vorausgesetzt, daß im Stromkreis außer dem Körper kein wesentlicher Widerstand vorhanden ist, z. B. am Vorderarm

als Versuchsfehler gedeutet. Arch. de physiol. Bd. 10, S. 560. 1898. Der Ausdruck „état variable de fermeture“ läßt darauf schließen, daß DUBOIS von der (noch heute nicht seltenen) Vorstellung ausgeht, die Schließung eines Stromes durch Metallkontakte sei ein Vorgang, der merkliche Zeit brauche.

¹⁾ GARTEN, S.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 52, S. 555. 1911. — PIPER, H.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1914, S. 345. — EINTHOVEN, W. u. J. BLIJTEL: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 198, S. 439. 1923.

²⁾ GILDEMEISTER, M.: Münch. med. Wochenschr. 1911, Nr. 21. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 89. 1919. — ACHELIS, W. u. M. GILDEMEISTER: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 117, S. 595. 1915. — STROHL, A.: Cpt. rend. hebdom. des séances de la soc. de biol. Bd. 84, S. 949. 1921; Bd. 85, S. 125. 1921; Bd. 86, S. 606. 1922. Zusammengefaßt in: La conductibilité électrique du corps humain. Paris: Masson 1925. — EBEBECKE, U.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 50, S. 258. 1926. — HOZAWA, S.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 111. 1928. — Siehe in diesen Arbeiten die Auseinandersetzungen über die Bedeutung der Anfangszacke für die Reizphysiologie.

etwa $1 \cdot 10_{000}$ Sek. (Abb. 138); höhere Spannung verkürzt sie; bei etwas größeren Spannungen (10 Ohm und mehr) durchläuft der Strom nach dieser Zeit ein flaches Minimum, der Widerstand also ein Maximum. Die Abhängigkeit von Körperstelle, mechanischem Druck, Stromrichtung, Temperatur, Elektrolyt usw. harrt noch der Untersuchung. Über die Theorie der Erscheinung, die über diese Punkte einige Voraussagen erlaubt, wird noch zu sprechen sein.

h) Schwankungen des Gleichstromwiderstandes infolge der Erregung. Unter Erregung soll hier das verstanden werden, was in einem Organ, in unserem Falle in der Haut, sich abspielt, wenn das zugehörige Neuron mit hinreichender Stärke (entweder unmittelbar oder reflektorisch) gereizt wird. Es soll dabei die schwierige Frage nicht erörtert werden, ob man berechtigt ist, auch bei einigen der bisher besprochenen widerstandsändernden Faktoren von vorhandener Erregung zu sprechen.

Ein durch die menschliche Haut geleiteter Gleichstrom wird stärker, wenn die Versuchsperson durch Berührung, Licht, Schall gereizt wird oder wenn in ihr durch Worte oder sonstwie ein Affekt erregt wird. Das ist ein über die sensible Bahn und das Zentralnervensystem ablaufender Reflex, gewöhnlich psychogalvanischer Reflex, in neuerer Zeit auch neurogalvanischer oder galvanischer Hautreflex (gHR) genannt. Über ihn handelt ein besonderer Abschnitt dieses Buches, weshalb hier dieser Hinweis genügen dürfte.

Eine beinahe selbstverständliche Folgerung aus der Tatsache des gHR ist die, daß der Hautwiderstand auch bei unmittelbarer (nicht reflektorischer) Reizung des Neurons abnehmen muß. Dieses „neurogalvanische Phänomen“ der Haut, ein Analogon zu Widerstandsschwankungen des gereizten Muskels und Nerven, die später noch behandelt werden, ist wohl zuerst von A. SCHWARTZ¹⁾ beschrieben worden. Es läßt sich leicht am Frosch, an der Katze und auch am Menschen demonstrieren und ist mehrfach benutzt worden, um Leitungsbahnen festzustellen oder die Geschwindigkeit der Nervenleitung in sympathischen Fasern zu messen²⁾. Die Theorie der Erscheinung wird im Kapitel über den gHR besprochen.

II. Stromstöße.

Es ist oben erwähnt worden, daß schon ED. WEBER sich mit dem Widerstand des Körpers gegen Stromstöße beschäftigt hat. Die ersten genaueren Angaben darüber verdanken wir G. GÄRTNER³⁾, welcher fand, daß ein ballistisches Galvanometer, das in Reihe mit einer Induktionsspule und dem Körper geschaltet ist, einen größeren Ausschlag zeigt, als nach der Gleichstrommessung zu erwarten wäre⁴⁾. Zugleich fand er auch, daß der Widerstand gegen Öffnungsschläge kleiner ist als gegen Schließungsschläge, eine Erscheinung, die beim Nerven schon lange bekannt war. Der Besprechung dieses sog. FLEISCHL-Effektes wollen wir ein besonderes Kapitel widmen und uns hier mit der Bemerkung begnügen, daß die GÄRTNERSche Beobachtung oft bestätigt worden ist.

Auf die durch Stromstöße veranlaßten lokalen Hautveränderungen, die zur Entstehung elektromotorischer Kräfte führen und bei gleichzeitiger Verbindung der Elektroden mit einem Galvanometer den Eindruck einer Widerstandsschwankung erwecken können (Aktionsströme, Flammströme), kann hier nur kurz hingewiesen werden. Die Flammströme sind wenig bearbeitet⁵⁾.

¹⁾ SCHWARTZ, A.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27, S. 734. 1913.

²⁾ YAMADA, S.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 221. 1923.

³⁾ GÄRTNER, G.: Med. Jahrb. d. k. k. Ges. d. Ärzte (Wien) 1888, S. 509.

⁴⁾ Auch bei frischen Leichen, jedoch nicht mehr nach eingetretener Fäulnis.

⁵⁾ WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens. Berlin 1905. Dort finden sich zahlreiche Angaben über Flammströme: menschliche und tierische Haut und Schleimhaut, Auge, innere Organe, Pflanzen. Die „Dreipunktmethode“ zeigt deutlich, daß die scheinbaren Widerstandsschwankungen auf EMKK beruhen, die den Stromstoß überdauern.

Der Widerstand gegen Kondensatorentladungen ist in der älteren Literatur oft erwähnt worden, ohne genauer untersucht zu sein. Die ballistische Methode führt hier nicht zum Ziel, weil der Ausschlag eines (Nadel- oder Spulen-) Galvanometers nur von der im Kondensator aufgespeicherten Elektrizitätsmenge und nicht vom Widerstande des Entladungsweges abhängt. Durch ziemlich verwickelte Methoden hat kürzlich H. BALLIN¹⁾ gefunden, daß man nicht kurzweg vom „Widerstande gegen Kondensatorentladungen“ sprechen kann, sondern daß der Körper, höchstwahrscheinlich die Haut, diese Entladungen so verzerrt, daß der „Widerstand“ sich, wie es oben bei konstanter Stromquelle geschildert ist, von Moment zu Moment ändert. Ja er kann sogar negativ erscheinen, was wieder auf Polarisierung hindeutet.

Schon oben (S. 661) ist erwähnt worden, daß nach alten Versuchen starke Induktionsströme den Widerstand für Gleichstrom herabsetzen. Legt man also eine Gleichspannung an den Körper und schickt gleichzeitig einen starken Induktionsstrom hindurch, so wird der Gleichstrom plötzlich stärker, so daß es aussieht als würde ein Induktionsstrom durch einen gleichgerichteten Gleichstrom verstärkt, durch einen entgegengesetzten abgeschwächt oder gar umgedreht²⁾. Gegen die Bestrebungen aber, diese ganz durchsichtigen und selbstverständliche Folgerungen aus bekannten Tatsachen darstellenden Vorgänge in Parallele zu setzen zu Vorgängen bei der elektrischen Muskel- und Nervenreizung, insbesondere zu elektrotonischen, und dabei ohne weitere Beweise von elektrischer Hauterregung zu sprechen³⁾, geben sich mancherlei Bedenken Anlaß⁴⁾.

In diesem Zusammenhange mag noch einmal auf den vorigen Abschnitt (Anfangszacke des kontinuierlichen Stroms) hingewiesen werden. Wenn diese Zacke mit Rheotomen untersucht wird, wie es schon DUBOIS getan hat, so werden konstante Spannungen variable Zeiten hindurch an den Körper angelegt, und aus den Ausschlägen eines ballistischen Galvanometers wird die Zacke dann punktweise rekonstruiert. Man kann also sagen: Ein von einer konstanten Stromquelle herrührender Stromstoß findet (in den im vorigen Abschnitt angedeuteten Grenzen) einen desto kleineren Widerstand, je kürzer er ist.

Versucht man den Widerstand gegen Induktionsströme nach der gebräuchlichen KOHLRAUSCHschen Methode (WHEATSTONESche Brücke und Telephon) zu messen, so stößt man auf eigentümliche Schwierigkeiten: es ist nicht möglich, ein scharfes Minimum zu erhalten⁵⁾. Derartige, in Kliniken hier und da noch gebräuchliche „Messungen“ haben deshalb nur einen sehr fraglichen Wert. Eine gewisse Besserung läßt sich durch den Kunstgriff erzielen, im korrespondierenden (Rheostaten-) Zweige eine Polarisationszelle anzubringen⁶⁾; jedoch bedarf es anderer Mittel, um wirklich präzise Messungen vornehmen zu können.

¹⁾ BALLIN, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 213, S. 816. 1926.

²⁾ WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens. S. 69. Berlin 1905. Ältere Versuche dieser Art an Menschen sind referiert von H. ZIEMSEN: Die Elektrizität in der Medizin. 4. Aufl., S. 68 u. 69. Am Nerven hat L. HERMANN (Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 10, S. 235. 1875) die Erscheinung zuerst beschrieben.

³⁾ EBEBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 211, S. 762 u. 773 (Froschhaut). 1926. Ferner KROGH-Festschrift. Kopenhagen 1926.

⁴⁾ Eine „erregte“ Stelle ist elektromotorisch wirksam; aber der Satz darf nicht ohne weiteres umgedreht werden, die Entstehung elektromotorischer Kräfte (oder gar die Verminderung von Gegenkräften) ist nicht immer ein Kennzeichen von „Erregung“. Oder man müßte den letzteren Begriff noch verschwommener nehmen als es bisher geschieht. S. auch S. 667, Anm. 1.

⁵⁾ Zuerst von KOHLRAUSCH und KUNDT beobachtet (zitiert bei JOLLY: a. a. O. S. 659), dann bei GÄRTNER, STINTZING u. GRÄBER u. a. erwähnt. Die Bedeutung dieser Erscheinung wird weiter unten erörtert werden.

⁶⁾ FREY, M. v.: Verhandl. d. Kongr. f. inn. Med. Bd. 10, S. 377. 1891. — FREY, M. v. u. H. WINDSCHEID: Zentralbl. f. Neurol. Bd. 10, S. 292. 1891.

Allgemein ergibt sich, daß der Widerstand gegen Gleichströme größer ist als gegen Stromstöße¹⁾. Wir kommen damit auf die Frage des Wechselstromwiderstandes, die ausführlich besprochen werden muß (S. 672).

III. Theorien der Variabilität des Gleichstromwiderstandes.

Es sind viele Versuche gemacht worden, die geschilderten Erscheinungen von einem einheitlichen Standpunkt aus zu betrachten. Die Herabsetzung des Widerstandes durch anhaltend fließenden starken Strom wurde von R. REMAK der zunehmenden Durchfeuchtung und Auflockerung der Haut zugeschrieben. Diese Auffassung erhielt eine Stütze durch die oben zitierte Arbeit MUNKS über Kataphorese (Elektroendosmose). MUNK meinte, daß durch den Strom gutleitende Elektrodenflüssigkeit in die Haut hineingepreßt würde²⁾; jedoch zeigte GÄRTNER, daß dieselben Erscheinungen auch bei der Verwendung reinen Wassers auftreten. Ferner dachte man an Schweißsekretion, bessere Durchblutung, Eröffnung der Hautporen durch Reizung glatter Muskeln. Dagegen spricht wieder, daß auch Leichenhaut, selbst losgelöste, durch den Strom an Widerstand abnimmt (GÄRTNER). Ferner wirken bruske Öffnungen und Schließungen, die ja erfahrungsmäßig eine besonders starke Reizwirkung haben, nicht merklich auf den Widerstand. Das ernsteste Argument gegen all diese Theorien ist der Befund³⁾, daß der Wechselstromwiderstand bei *gleichzeitiger* Messung die Schwankungen des Gleichstromwiderstandes gar nicht oder nur in sehr geringem Maße mitmacht, ja unter Umständen ihnen antiparallel verläuft.

Der kleine Anfangswiderstand wurde von DUBOIS der elektrostatischen Kapazität der Haut zugeschrieben, eine Auffassung, die noch jetzt Anhänger hat (s. unten S. 690 ff.). DUBOIS dachte sich die verhornte Epidermis als Dielektrikum, die Elektrode und das Körperinnere als die beiden Belege eines Kondensators mit schlechter Isolation; wenn das richtig ist, so muß kurz nach der Einschaltung ein Ladungsstrom fließen, der eine Anfangszacke verursacht und dadurch einen geringen Widerstand vortäuscht. Nach dieser Theorie sind die Erscheinungen einerseits bei Stromstößen (d. h. vor vollendeter Ladung der Hautkondensatoren) und andererseits bei Dauerströmen Phänomene, die nichts miteinander zu tun haben; die letztgenannten erfordern eine besondere Erklärung, da ein Kondensator mit schlechter Isolation, sobald er einmal geladen ist, sich ungefähr wie ein Ohmscher Widerstand verhält und nichts von den unter I b und c (S. 659) beschriebenen Erscheinungen erkennen läßt.

Nach dieser Auffassung ist der „richtige“ Widerstand des Körpers derjenige (sehr große), den man mit schwachen Spannungen und mäßig langer Stromdauer mißt, und der näheren Erklärung bedarf seine Herabsetzung bei starken Spannungen, langer Stromdauer usw. und der kleine Anfangswert. Man kann die Sache aber auch umgekehrt auffassen und den kleinen Anfangswert als den „richtigen“, den hohen Dauerwert als den modifizierten und die schließliche Herabsetzung durch Dauerstrom als Rückkehr zur Norm auffassen. Dieser Gedanke bedarf näherer Erörterung.

Es gibt ein physiko-chemisches Modell, das in vielen Beziehungen sehr ähnliche Eigenschaften hat wie der menschliche Körper, nämlich eine Polarisationszelle, bestehend aus zwei Metallplatten in einem Elektrolyten. An ihm findet man: Anfangszacke (da der Strom im ersten Augenblick diejenige Stärke hat, die ihm nach den Dimensionen und der Leitfähigkeit des Elektrolyten zukommt,

¹⁾ Siehe auch L. MANN: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 45, S. 311. 1889.

²⁾ Dieselbe Theorie vertritt J. L. HOORWEG: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 51 u. 52.

³⁾ GILDEMEISTER, M. u. R. KAUFHOLD: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 179, S. 154. 1920. — KAUFHOLD, R.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1919, S. 189. (Literatur).

dann aber durch die sich allmählich entwickelnde Gegenkraft der Polarisation gedrosselt wird); bei Steigerung der Spannung von einer gewissen Grenze an stärkere Zunahme des Stromes als der Spannung, also Abnahme des Gleichstromwiderstandes (da die Gegenkraft mit der angelegten Spannung nicht Schritt hält); Abnahme des Gleichstromwiderstandes mit zunehmender Temperatur. Dagegen fehlt seine Abnahme mit der Durchströmungsdauer, die sich beim Körper oberhalb einer gewissen Spannung zeigt (welch letztere an der Hand- und Fußfläche größer ist als anderswo). Bei einer solchen Zelle ist der hohe Widerstand bei Gleichstrom ein scheinbarer und der kleine Anfangswiderstand der „wirkliche“.

Dieses Modell ermutigt zu folgender Theorie: Der menschliche Körper, insbesondere die Haut, ist im Leben und kurze Zeit nach dem Tode in hohem Grade polarisierbar, d. h. bei seiner Durchströmung entstehen elektromotorische Gegenkräfte, die die angelegte Spannung beinahe annullieren können¹⁾. Ihre Entwicklung erfordert nur sehr kurze Zeit, bedeutend weniger als $\frac{1}{1000}$ Sek. Sie wachsen mit Steigerung der angelegten Spannung von einer gewissen Grenze an weniger stark als diese. Dauert die Durchströmung längere Zeit, so nehmen sie, anders als bei der Polarisationszelle, wieder ab; der neue Zustand der herabgesetzten Polarisierbarkeit bleibt auch nach Stromöffnung oder Herabgehen zu niedrigen Spannungen eine Weile bestehen (Hysteresis, s. S. 660).

Daß der tierische Körper polarisierbar ist, wurde schon vor beinahe einem Jahrhundert von PELTIER gefunden. Trennt man seine Verbindung mit einer Stromquelle und leitet ihn zu einem Galvanometer ab, so erhält man Ausschläge. Einzelheiten kommen noch später zur Sprache.

Der Gedanke, daß sich in die Widerstandsmessungen des menschlichen Körpers Polarisationserscheinungen einmischen könnten²⁾, ist schon früher geäußert (JOLLY, GÄRTNER), aber wegen der anscheinenden Geringfügigkeit der Ladungen abgelehnt oder nicht weiter verfolgt worden. Einige Autoren wollten die Gegenkräfte berechnen, indem sie annahmen, daß sie konstant, d. h. von der angelegten Spannung unabhängig seien³⁾; sie kamen deshalb zu unbefriedigenden Ergebnissen. Der erste, der der Polarisation eine größere Rolle zuschrieb, war H. ZANGGER in den Arbeiten seiner Schüler MÜLLER und J. AEBLY; er stellte die Theorie auf, daß die Ruhkurve und der psychogalvanische Reflex, von dem noch weiter unten die Rede ist, durch Nachlassen der Polarisation bedingt seien; Beweise dafür s. unten. Erst GILDEMEISTER und seine Mitarbeiter faßten den gesamten Komplex der Gleichstromwiderstands-Veränderungen als ein Polarisationsphänomen auf. Näheres s. Abschn. D, S. 690 und den Abschnitt „Galvanischer Hautreflex“ in diesem Bande.

Die eine Erscheinung, die das Modell der Polarisationszelle nicht zeigt, daß nämlich bei längerer starker Durchströmung der Strom wieder ansteigt (der Gleichstromwiderstand sinkt), kann so erklärt werden⁴⁾: die Polarisation im

¹⁾ Es scheint, als ob die Hornschichten der Epidermis dabei sehr wesentlich beteiligt sind, nicht einfach als schlechte Leiter, sondern als polarisierbare „Membran“, im Sinne der später zitierten Modellversuche von H. REIN (S. 692) und MICHAELIS u. FUJITA (S. 690). Wahrscheinlich wirken Alkalien (S. 660) und Jodtinktur (S. 661, 688) in erster Linie auf die Struktur der nicht mehr lebenden Hornzellen. (Neuere Beobachtungen im Leipziger Institut). Wenn das richtig ist, so ist es ganz ungerechtfertigt, ohne weiteres von verminderter Polarisierbarkeit der Haut aus auf „Zellerregung“ zu schließen.

²⁾ Für Nerven und Muskeln hat HERMANN diese Theorie schon lange vertreten.

³⁾ So J. K. A. WERTHEIM SALOMONSON: *Ann. d'electrobiol. et de radiol.* Bd. 12, S. 847. 1907. Offenbar haben sie dabei an die sog. „Zersetzungsspannung“ der Elektrolyte in metallischen Polarisationszellen gedacht. S. 694, Anm. 4.

⁴⁾ GILDEMEISTER, M.: *Elektrotechn. Zeitschr.* 1919, Heft 38. — *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 179, S. 154. 1919.

Tierkörper hat wahrscheinlich ihren Sitz an Grenzflächen und kommt dort durch Ionenstauung zustande. Sind die Konzentrationsänderungen beträchtlich, so werden die Grenzflächen so verändert, daß sie durchlässiger werden, wodurch es zu einer Verminderung dieser Ionenanhäufung¹⁾ und deshalb auch zur Verminderung der elektrischen Gegenkraft kommt. Nach Unterbrechung oder Verminderung des polarisierenden Stromes treten Reparationsvorgänge ein, die eine gewisse Zeit erfordern. Welcher Art diese Vorgänge sind (die durchlässigkeitsvermindernden und die reparatorischen) ist noch dunkel; GILDEMEISTER bezeichnet die ersten als Schädigungen (d. h. anders als die normalen Lebensvorgänge verlaufend), EBBECKE²⁾ als Erregung (das soll wohl heißen: in der Richtung der Lebensvorgänge verlaufend), jedoch sind das vor der Hand nur Worte, denen erst künftige Forschungen einen präzisen Sinn geben können. Es wird erst genauer festgestellt werden müssen, ob es sich im Einzelfall überhaupt um lebende Zellen handelt (siehe S. 667 Anm. 1).

IV. Allgemeines über Widerstand, Kapazität, Polarisation.

In den bisherigen Erörterungen ist vom Gleichstromwiderstand die Rede gewesen, ohne daß dieser Begriff genauer definiert worden wäre. Definiert man ihn nach dem OHMSchen Gesetz einfach als den Quotienten von angelegter Spannung und Stromstärke, so entgeht man mancher schwierigen Erörterung, z. B. der, ob er tatsächlich die rechnungsmäßige Größe habe oder durch verborgene elektromotorische Kräfte nur „vorgetäuscht“ werde: eine solche Definition mag manchmal recht nützlich für die vorläufige Verständigung sein, sie leistet aber der Forschung wenig Vorschub. Handelt es sich gar um Wechselstromprobleme, so geriete man dabei in ernstliche Schwierigkeiten.

Die strenge Theorie von Stromstärke, Widerstand und elektromotorischen Kräften in körperlichen Leitern ist verwickelt; es soll deshalb zur Vereinfachung angenommen werden, daß fest angebrachte Elektroden vorhanden seien und daß der körperliche Leiter durch einen linearen substituiert werden könne, und wir wollen nur so viel besprechen, als die Anschauung und elementare Rechnung ergeben.

In einem linearen Leiter gilt bei stationärem Strom die Gleichung $Iw = \varepsilon_1 - \varepsilon_2 + E$, wobei I die Stromstärke, E die Potentialdifferenz an den Enden, ε_1 die Summe der im Leiter an den elektromotorisch wirkenden Flächen vorhandenen, dem E gleichgerichteten, ε_2 dagegen die Summe der gleichfalls im Leiter vorhandenen, dem E entgegengerichteten Potentialsprünge ist. Der Proportionalitätsfaktor w , der „nur von den Dimensionen und

der Leitfähigkeit abhängt“, heißt der Widerstand³⁾.

Der Widerstand ist also nur dann genügend definiert, wenn man auch die elektromotorischen Kräfte im Leiter kennt, was bei einem komplizierten organischen Gebilde ohne weiteres nicht der Fall ist. In Sonderfällen entstehen noch eigentümliche begriffliche Schwierigkeiten. Man denke an das Schema Abb. 139, das in roher Annäherung für polarisierbare Gebilde gilt. Die Gleichstromquelle E liefere den Strom für einen Kondensator C mit schlechter Isolation (dargestellt durch den Neben-

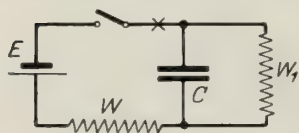


Abb. 139.

¹⁾ Es ist vorläufig nicht auszuschließen, daß es etwa bei ungeänderter Durchgängigkeit der Grenzflächen, zu einer z. B. durch Stoffwechselvorgänge bedingten Vermehrung an Ionen kommt, oder zu größerer Beweglichkeit derselben.

²⁾ EBBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 190, S. 230. 1921; und viele spätere Mitteilungen an derselben Stelle. S. dazu die Auffassung von OSTERHOUT, zitiert S. 677 oben.

³⁾ HELMHOLTZ, H. v.: Vorl. über theor. Physik. Bd. IV, S. 308.

schluß W_1), dem noch ein Widerstand W vorgeschaltet sei. Der stationäre Strom im Hauptkreise läßt sich dann nach den KIRCHHOFFSchen Sätzen entweder darstellen als $\alpha) I = E/(W + W_1)$, oder als $\beta) I = (E - P)/W$. Man kann also mit dem gleichen Rechte sagen: der Gleichstromwiderstand ist nach $\alpha) W + W_1$, oder er ist nach $\beta) W$ und seine Vergrößerung wird nur dadurch „vorgetäuscht“, daß in Wirklichkeit statt der Spannung E der kleinere Betrag $E - P$ in Rechnung zu ziehen ist.

Wenn man also Angaben über den Widerstand im strengen Sinn machen will, muß man die innern elektromotorischen Kräfte nach Größe und Richtung kennen. Diese verraten sich aber im stationären Zustande nicht; man kann nicht erkennen, ob ein Strom deshalb schwach ist, weil der innere Widerstand groß ist, oder ob sich eine innere elektromotorische Kraft entgegenstemmt (sofern diese Alternative überhaupt einen Sinn hat). Das wird besonders klar, wenn man sich daran erinnert, daß an den Enden eines Widerstandes ja, wenn ein Strom I durch ihn hindurchfließt, eine elektromotorische Kraft IW entsteht, entgegengesetzt der äußeren EMK E ; man kann, ohne an dem Strom etwas zu ändern, sich diesen Widerstand herausgenommen und durch eine Batterie mit der Gegenkraft IW ersetzt denken. Das muß betont werden, weil immer wieder Schaltungen angegeben werden, die angeblich, während ein Gleichstrom fließt, zwischen den beiden gedachten Fällen zu unterscheiden erlauben. Auch energetisch ist kein Unterschied: in beiden Fällen wird in der inneren Vorrichtung die Energie EI zerstreut: es würde also nicht zur Entscheidung beitragen, wenn man das zu untersuchende Gebilde in ein Calorimeter einschlösse. Das gilt aber nur im Endzustande, der wohl im Tierkörper sehr bald eintritt, d. h. wenn alle in das System hineingeschickte Energie zerstreut, d. h. in Wärme umgewandelt wird. In einer Polarisationszelle mit Gasentwicklung wird man jedoch im Calorimeter ein Wärmedefizit finden, der dem Energiebetrag entspricht, der im Gase entweicht; wird die Gegen-EMK von einem in Betrieb gesetzten Motor geliefert, so fehlt die von diesem zu entnehmende mechanische Energie. Im Ladezustand eines Akkumulators fehlt die sich speichernde chemische Energie. Das sind Fälle, die höchstwahrscheinlich im Körper nicht vorkommen; in ihnen könnte man an dem Defizit erkennen, daß im System keine reinen Widerstände vorhanden sind.

Wie kann man also sonst erkennen, ob reine (OHMSche) Widerstände den Strom schwächen, oder ob (evtl. daneben) noch genelektromotorische Kräfte vorhanden sind? *Im nichtstationären Zustande, also beim Beginn des Stromes, oder nach seiner Unterbrechung, oder wenn man ihn schwanken läßt.* Die EMK an den Enden eines durchströmten Ohmschen Widerstandes hat die Eigenschaft, daß sie sofort da und sofort verschwunden ist; andere elektromotorische Kräfte aber brauchen Zeit zur Entwicklung (Anlaufen eines Motors, Anheizen eines Thermoelements, Ladung eines Kondensators, polarisatorische Ionenverschiebung oder Ladung von Doppelschichten). Es entstehen also zeitliche Verschiebungen zwischen angelegter Spannung und entstehendem (oder verschwindendem oder schwankendem) Strom, und das ist das einzige brauchbare Kriterium. Auch diese Fälle mögen etwas genauer betrachtet werden.

Man hat also den Strom im Körper zu untersuchen, wenn die angelegte Spannung schwankt. Folgt der Strom treu den Spannungsveränderungen, so handelt es sich um reinen (OHMSchen) Widerstand; ist das aber nicht der Fall, so hat man auf innere elektromotorische Kräfte im engeren Sinne zu schließen. Die einfachsten Fälle sind:

- a) man legt plötzlich eine konstante Spannung an,
- b) man nimmt plötzlich eine (vorher angelegte) konstante Spannung weg,

c) man läßt die angelegte Spannung, am besten nach dem Sinusgesetz, schwanken.

Ehe die einschlägigen physiologischen Versuche besprochen werden, mögen diese Fälle zunächst an der Hand wohldefinierter Modelle besprochen werden.

A. Es sei ein idealer Leiter gegeben, z. B. ein gerader Konstantendraht, der (praktisch) keine Selbstinduktion und Kapazität besitzt, und dessen Leitfähigkeit (praktisch) von der Temperatur unabhängig ist. Im Falle a) ist dann unmittelbar nach der Einschaltung der Spannung E der Strom $I = E/W$ vorhanden, der so lange andauert, wie die Verbindung mit E bestehen bleibt, und im Fall b) sofort wieder auf Null sinkt. W ist eine Konstante und heißt der reine oder OHMSche Widerstand. Im Falle c) (Anlegung einer Spannung $E = E_0 \cdot \sin 2\pi Nt$) entsteht *sofort* der Strom $I = E/W = [E_0/W] \cdot \sin 2\pi Nt$; Strom und Spannung erreichen also in gleichen Momenten ihre Extrem- und Nullwerte, sind also gleichphasisch.

B. Der Fall A ist ein idealer, der praktisch nur mit einer gewissen Annäherung zu realisieren ist. Im allgemeinen ist ein Leiter komplex, d. h. er hat Selbstinduktion oder Kapazität oder beides, wodurch bei Spannungsschwankungen eigentümliche Erscheinungen auftreten, für die sich eine gewisse Terminologie eingebürgert hat. Da diese Termini neuerdings auch in der Physiologie verwendet werden, mögen die einschlägigen Verhältnisse kurz erörtert werden. Wichtig sind folgende Unterfälle:

B₁. Der Leiter habe außer dem OHMSchen Widerstand W noch die Selbstinduktion L (Abb. 140 a). Legt man jetzt (a) die konstante Spannung E an, so entsteht in ihm ein Strom I und eine EMK $L dI/dt$, die das umgekehrte Vorzeichen hat als E , also das schnelle Anwachsen des Stromes verhindert. Trennt man jetzt b) die Spannungsquelle wieder ab, so entsteht eine EMK, wieder von der Größe $L dI/dt$, aber mit E gleichsinnig (Verzögerung des Verschwindens des Stromes, Öffnungsfunken). Wird c) die Spannung $E_0 \cdot \sin 2\pi Nt$ angelegt, so resultiert, nach einem hier unwichtigen Übergangszustand, ein Strom mit der Amplitude $E_0/\sqrt{W^2 + 4\pi^2 N^2 L^2}$. Seine Intensität ist also so, als ob der Leiter nicht den Widerstand W , sondern $\sqrt{W^2 + 4\pi^2 N^2 L^2}$ hätte; letzterer Ausdruck heißt die Impedanz. Gleichzeitige Aufzeichnung von Strom und Spannung

(z. B. mit zwei Oszillographen) oder mathematische Diskussion ergibt, daß I und E nicht in gleichen Momenten Null, maximal oder minimal werden, sondern daß I gegen E um einen gewissen Zeitbetrag zurückbleibt (Nachhinken des Stromes). Das hat wieder zur Folge, daß ein Teil der Energie vom Leiter der Strom-

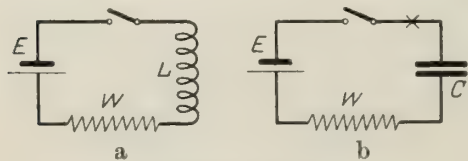


Abb. 140 a und b.

quelle zurückgegeben wird; die Wärmeentwicklung entspricht deshalb nicht der größeren Impedanz, sondern ist nur so groß, wie es dem Widerstand W zukommt: W heißt darum der wirksame oder Wirkwiderstand.

B₂. Der Leiter habe außer OHMSchem Widerstande noch Kapazität, die durch einen Kondensator repräsentiert sei. Wir wollen zwei Unterfälle betrachten, die für die folgenden Erörterungen wichtig sind:

a) Das erste Schema (Abb. 140 b) bestehe aus (konstanter oder sinusförmig variabler) Stromquelle E , dem reinen Widerstande W und dahinter dem idealen, d. h. vollständig isolierenden und verlustfreien Kondensator C . Bei Stromschluß entsteht ein Strom I , der im ersten Augenblick die Intensität E/W hat, also so stark ist, als ob der Kondensator nicht vorhanden sei; dann nimmt er nach einem Exponentialgesetz bis zum Verschwinden ab. Beim Abtrennen der Stromquelle bleibt der

Kondensator geladen mit der Spannung, die er zuletzt hatte. Wird eine nach dem Gesetze $E = E_0 \sin 2\pi Nt$ oszillierende Spannung angelegt, so entsteht, nach einem Übergangszustand, ein Strom mit der Amplitude $E_0/\sqrt{W^2 + 1/4\pi^2 N^2 C^2}$. Seine Intensität ist also so groß, als ob der Kreis den Widerstand $\sqrt{W^2 + 1/4\pi^2 N^2 C^2}$ (auch hier Impedanz genannt) habe. Strom und Spannung sind wieder zeitlich gegeneinander verschoben, aber so, daß der Strom der Spannung voreilt. Die im Kreise freiwerdende Wärme ist wieder nur so groß, wie es dem Widerstand W (dem Wirkwiderstand) und nicht der größeren Impedanz entspricht.

b) Das zweite Schema (Abb. 139) spielt in der Physiologie eine größere Rolle. Es unterscheidet sich von dem vorigen dadurch, daß parallel zum Kondensator C noch ein OHMScher Widerstand W_1 liegt. Seine elektrischen Eigenschaften sind:

α) Anlegen der konstanten Stromquelle E : Anfangsstrom E/W (also als ob C kurzgeschlossen wäre). Dann Absinken des Stromes, schließlich Erreichung des Endzustandes: $I = E/(W + W_1)$ (also Anfangszacke des Stromes!). Im Endzustand hat der Kondensator die Ladung $P = EW_1/(W + W_1)$.

β) Nun Abtrennung der Stromquelle E : der Kondensator entladet sich durch W_1 , bis er schließlich seine Ladung ganz verloren hat. (Ein anderer, praktisch wichtiger Fall ist der, daß E abgetrennt und sofort durch ein (widerstandslos gedachtes) Meßinstrument ersetzt wird; der geladene Kondensator wird dann durch dieses nur ein Teil seiner Ladung schicken, der Rest wird parallel dazu durch W_1 abfließen.)

γ) Die Formel für Wechselstrom ist zu verwickelt, als daß sie hier angeführt werden könnte. Der Strom eilt wieder der Spannung vor¹⁾.

Schließlich mag noch der Fall besprochen werden, daß der Leiter sowohl Selbstinduktion als auch Kapazität besitzt; in die Schemata Abb. 139 oder 140b hat man sich also noch an der durch ein Kreuz \times bezeichneten Stelle eine Spule eingefügt zu denken. Die Ein- und Ausschaltungsvorgänge bei konstanter Spannung (unter Umständen gedämpfte Schwingungen) sind hier weniger wichtig; dagegen ist der Fall der sinusförmigen Stromquelle öfters in der physiologischen Literatur verwendet worden.

Je nachdem ob die Selbstinduktion oder die Kapazität überwiegt, erhält der Strom eine Verzögerung oder eine Voreilung gegen die Spannung, bei passender Abgleichung aber verschwindet die Phasenverschiebung, und der Leiter verhält sich, nach Ablauf der „Einschwingzeit“, (aber nur der einen Wechselfrequenz gegenüber, für die er abgeglichen ist!), als habe er nur OHMSchen Widerstand. D. h.: sein Wirkwiderstand ist für diese Frequenz gleich seiner Impedanz; die Messung in der WHEATSTONESchen Brücke liefert ein scharfes und richtiges (d. h. dem OHMSchen Wirkwiderstand entsprechendes) Minimum.

Wir haben bis jetzt nur Linearschemata, die aus Widerständen, Kondensatoren, und Spulen zusammengesetzt sind, besprochen. Da wir oben die Polarisationszelle als das Modell bezeichnet haben, das am besten die Eigenschaften des menschlichen Körpers wiedergibt, so müssen noch ihre physikalischen Eigenschaften kurz erwähnt werden. Sie zeigt eine Anfangszacke des Stromes und ergibt bei Wechselstrommessung kein scharfes Minimum; der Strom eilt der Spannung vor. Sie hat also Kapazität wie die Schemata 139 und 140b. Da sie auch Gleichstrom durchläßt, ähnelt sie in ihren Eigenschaften am meisten dem oben unter B₂b besprochenen Modell, d. h. dem Kondensator mit schlechter Isolation, mit dem sehr wichtigen Unterschiede, daß sie sich nicht durch ein System aus konstanten OHMSchen Widerständen und konstanten Kapa-

¹⁾ Siehe M. GILDEMEISTER: Pflüg. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 84. 1919; Bd. 219, S. 89. 1928.

zitäten und Spulen in bezug auf alle ihre Eigenschaften (Frequenzabhängigkeit von Phasenverschiebung und Wirkwiderstand) nachbilden läßt.

Da das verwickeltere Schema Abb. 139 doch nicht ganz paßt, pflegt man bei der Untersuchung einer Polarisationszelle mit Wechselstrom an das Schema 140 b zu denken; man läßt also die Leitfähigkeit gegenüber konstantem Strom unbeachtet. Für jede Meßfrequenz kann man dann eine Impedanz (gemessen aus Strom und Spannung), einen Wirkwiderstand (gemessen in der WHEATSTONESchen Brücke nach Kompensation der Phasenverschiebung oder durch eine Resonanzmethode), und eine (in Serie dazu gedachte) Kapazität angeben. Experimentell hat sich ergeben, daß bei allen Polarisationszellen der Wirkwiderstand und die Polarisationskapazität mit steigender Frequenz abnehmen.

Eine Polarisationszelle wird also im allgemeinen nachgebildet durch das Schema Abb. 140 b mit einem Widerstand W und einem Kondensator C^1), deren Größen als frequenzabhängig zu denken sind. Das Gesetz dieser Abhängigkeit ist bei „umkehrbaren“ Elektroden ein anderes als bei „nicht umkehrbaren“²⁾.

V. Wechselströme.

Nun nehmen wir den Faden wieder auf, den wir mit dem Beginn des Abschnittes III (Seite 666) haben fallen lassen, und fahren in der Besprechung der experimentellen Befunde fort.

Wie schon oben erwähnt, kann man den Wechselstromwiderstand des Körpers nach der üblichen Methode (Induktionsströme und Telephon) nur sehr ungenau messen, denn man erhält kein scharfes Minimum. Nachdem schon KOHLRAUSCH und KUNDT (zit. bei JOLLY) und GAERTNER gefunden hatten, daß der Wechselstromwiderstand beträchtlich kleiner ist als der Gleichstromwiderstand, erzielten VON FREY und WINDSCHEID durch einen Kunstgriff einige schärfere Messungen, die diese Ergebnisse bestätigten; Stromstärke und Elektrodenabstand spielten kaum eine Rolle. Zu präzisen Messungen braucht man jedoch einen reinen Wechselstrom, der ja heutzutage mit Schwingungsröhren leicht zu erzeugen ist.

Unter Wechselstromwiderstand kann man nach dem vorigen Abschnitt zweierlei verstehen.

1. Den Quotienten von Spannung und Stromstärke, also den OHMwert, den man erhält, wenn man an den Körper eine bekannte Spannung anlegt, in einem passenden Instrument (z. B. Hitzdraht) die resultierende Stromstärke abliest und daraus entweder den Widerstand berechnet oder ihn durch Substitution ermittelt (Ersatz durch einen Rheostatenwiderstand solcher Größe, daß wieder die vorher abgelesene Stromstärke herauskommt). Das ist die Impedanz³⁾. Oder

2. den Quotienten der im Körper (gewöhnlich als Wärme) zerstreuten Energie durch das Quadrat der effektiven Stromstärke. Das ist der Wirkwiderstand; er ist bei einem komplexen Leiter nur im Resonanzfall gleich der Impedanz und

¹⁾ Dem Verständnis bereitet dieses Schema zuerst Schwierigkeiten, da hier die Kapazität desto weniger bei der Messung hervortritt, je größer sie ist (siehe die Formel für die Impedanz im Abschnitt B₂ a, Seite 671. Je größer C ist, desto kleiner ist der Bruch, der neben W^2 steht). Stark polarisierbare Zellen, z. B. blanke Platin Elektroden, haben also eine „kleine Polarisationskapazität“, platinierete aber eine große.

²⁾ Näheres darüber S. 690 ff.

³⁾ Die Substitutionsmethode kann unter Umständen, wenn der zu messende Leiter komplex ist und noch andere komplexe Leiter im Kreise sind, z. B. Koppelspulen, zu sehr beträchtlichen Fehlern führen. Der unbekannte Leiter habe z. B. Kapazität von einem solchen Betrage, daß gerade mit der Koppelspule Resonanz besteht. Es ist dann oft nicht möglich, ihn durch einen OHMSchen Widerstand zu ersetzen, da selbst beim Widerstand Null die Stromstärke kleiner ist als vorher im Resonanzfall. Substitutionsversuche sind deshalb immer etwas bedenklich.

erfordert zu seiner Messung besondere Maßnahmen, entweder Calorimetrie (in der Physiologie noch nicht ausgeführt) oder Phasenkompensation¹⁾.

Über Impedanz und Wirkwiderstand des Körpers ist noch wenig bekannt.

1. Die Impedanz des Körpers regelt die Stromstärke, die z. B. bei elektrischen Unfällen in Betracht kommt. Soviel aus den spärlichen Angaben der Literatur bekannt ist, nimmt sie, wie aus dem Vergleich mit dem Polarisations- oder Kondensatormodell leicht verständlich ist, mit der Frequenz ab; z. B. beträgt sie von Hand zu Hand bei der Frequenz 50 Hertz²⁾ etwa 1000—2000 Ohm, bei Hochfrequenz zwischen denselben Stellen nur 500—1000 Ohm. Bei niedrigen Frequenzen nimmt sie mit Verstärkung des Stromes und längerem Stromfluß ein wenig ab; bei Hochfrequenz ist eine solche Abnahme noch nicht festgestellt worden. Ist (bei 50 Hertz) die Spannung hoch, so kann der Widerstand von Hand zu Hand oder von Kopf zu Fuß nach einigen Beobachtungen (Durchschlagen von Sicherungen bei Unfällen, unmittelbare Messungen bei Hinrichtungen) bis auf 250 Ohm hinuntergehen³⁾. Was man bei der therapeutischen Durchströmung mit Hochfrequenz (Diathermie) gewöhnlich mißt, ist auch die Impedanz, obgleich es hier ja eigentlich auf den Wirkwiderstand ankommt. Jedoch ist in diesem Fall der Unterschied nicht groß (eigene Beobachtung).

2. Der Wirkwiderstand. Darüber ist noch weniger bekannt; er ist, wie schon aus seiner Definition folgt, im allgemeinen kleiner als die Impedanz und nimmt sehr stark mit steigender Frequenz ab, wenigstens im Bereich der bisher untersuchten Frequenzen. Über das Gesetz dieser Abnahme, das für die Theorie, insbesondere für die Entscheidung zwischen Kondensator und Polarisationsmodell von ausschlaggebender Bedeutung ist, siehe unten S. 687. Steigert man die Spannung, etwa bis zur Grenze der Fühlbarkeit (bis ein leichtes Prickeln eintritt), so nimmt er ein wenig zu, was für die Theorie wichtig ist⁴⁾. Damit steht im Einklang, daß er bei Hochfrequenz⁵⁾, wo nach der eben angeführten Regel der Wirkwiderstand sehr klein ist, merklich unabhängig von der Stromstärke ist, auch wenn schon deutliche Wärmewirkung zu erkennen ist⁶⁾. Selbstverständlich kommt es auch

¹⁾ Die beiden einfachsten Meßmethoden sind: a) Man legt an den Körper eine bekannte Spannung E und fügt in den Kreis einen Hitzdraht und eine variable Spule ein. Letztere wird so lange verändert, bis der Hitzdrahtauschlag maximal ist und den Strom I anzeigt. Dann ist E/I der Wirkwiderstand, der evtl. auch ohne Rechnung durch Substitution zu bestimmen ist, wobei aber von neuem auf Resonanz einzustellen ist. b) Man benutzt die WHEATSTONESche Brücke, indem man entweder in den Körperzweig eine variable Spule oder in den korrespondierenden Zweig einen variablen Kondensator (parallel oder in Serie zum Vergleichsrheostaten) einschaltet und so lange reguliert, bis das Minimum scharf ist. Näheres dazu auf S. 671 Mitte.

²⁾ HERTZ = Anzahl der Perioden in der Sekunde.

³⁾ ALVENSLEBEN, K.: Elektrotechn. Zeitschr. 1926, S. 985.

⁴⁾ Eigene Versuche.

⁵⁾ Eigene Versuche. Siehe dazu O. MÜLLER, Ingenieur-Ztg., Cöthen, Bd. 13, S. 361. 1921; Bd. 14, S. 61. 1921 (Referat darüber in dem Physikal. Ber. 1921, S. 894 u. 1024).

⁶⁾ In bezug auf den letzten Abschnitt ist zu sagen, daß die Hochfrequenzmessungen selbst einfacher Leiter technisch sehr schwierig sind, weil ihre „Kapazität gegen Erde“ zu großen Fehlerquellen Anlaß gibt. Ob diese bei einem so ausgedehnten und zusammengesetzten Gebilde wie dem menschlichen Körper ganz zu vermeiden sind und wie, entzieht sich bislang noch der Beurteilung.

Auf diese Weise sind wahrscheinlich einige auffällige Angaben zu erklären. So glaubt z. B. J. K. A. WERTHEIM SALOMONSON gefunden zu haben, daß der Hochfrequenzwiderstand des Körpers noch jenseits 1 000 000 Hertz beträchtlich sinke (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 85, S. 550. 1901). Methodik: gedämpfte Wellen; der Körper wird durch Widerstände ohne merkliche Kapazität und Selbstinduktion substituiert. Auf die sehr schwierige Frage der Erdkapazität und ihren, vielleicht dominierenden Einfluß auf das Resultat, geht der Autor, entsprechend dem damaligen Stande des Wissens, nicht näher ein.) Ähnliche Bedenken flößen die Angaben von M. PHILIPPSON (a. a. O. S. 682) ein, die schon hier erwähnt werden mögen, obgleich sie eigentlich an eine spätere Stelle gehören.

bei der Messung der Impedanz und des Wirkwiderstandes auf Elektrodengröße und -lage an¹⁾.

Einige Beispiele²⁾.

Impedanz des Körpers: Hände und Elektroden in Gefäße mit 10proz. Kochsalzlösung getaucht. Strom gerade erträglich³⁾.

a) Perioden/sek.	25	50	70
Impedanz Ohm	1650	1500	1450

Andere Versuchsperson:

b) Perioden/sek.	1100	2000	6000
Impedanz Ohm	1370	1020	880

Wirkwiderstand: Zwei unpolarisierbare Elektroden von je 8 qcm Querschnitt auf beide Daumenballen gesetzt³⁾.

c) Perioden/sek.	360	2100	9500	15 400
Wirkwstd. Ohm	3820	1320	940	884

Zeige- und Mittelfinger derselben Hand 3,5 cm tief in 1proz. Kochsalzlösung eingetaucht⁴⁾.

d) Perioden/sek.	50*)	960	3400	6800	3400	960	50*)
Wirkwstd. Ohm	11400	1435	1099	1034	1119	1455	8050

*) Ohne Phasenkompensation, also nicht Wirkwiderstand, sondern Impedanz.

Mehrere Angaben über Impedanz und Wirkwiderstand finden sich auch bei C. M. DOWSE und C. E. IREDELL, Arch. of radiol. a. electrotherapy Bd. 25, S. 33. 1920. Einige davon sind unübersichtlich, weil sie auf Substitutionsversuchen beruhen (siehe S. 672, Anm. 3) und weil die Meßströme gedämpfte Wechselstromwellen sind. Die Werte zeigen nicht die große Frequenzabhängigkeit, die sich in dem obigen Versuch c geltend macht, vermutlich deshalb, weil die Elektroden (die die Größe der Handflächen haben und ihnen anliegen) größer sind als der Querschnitt der leitenden Teile des Handgelenks. Aus physikalischen Gründen müssen dadurch die Widerstandsschwankungen an den durchströmten Hautstellen verwischt werden.

Aus dem letzten Versuch ist ersichtlich, daß die Widerstandswerte zeitlichen Veränderungen unterliegen können. Es scheint, als ob es dabei auf die Elektrodenflüssigkeiten ankommt (eigene Versuche); physiologische Kochsalz- oder Ringerlösungen vermindern den Widerstand (und vergrößern die Kapazität, siehe darüber S. 688), und erst stärker verdünnte Lösungen lassen die Werte konstant. Vielleicht hängt das damit zusammen, daß der Elektrolytgehalt der normalen Hautflüssigkeiten verhältnismäßig gering ist⁵⁾.

Über sonstige Einflüsse auf Impedanz und Wirkwiderstand ist wenig bekannt. Mechanischer Druck ist nach DOWSE und IREDELL nicht gleichgültig, während für Hochfrequenz nach EBEBECKE⁶⁾ vorheriges Reiben der Haut nichts ausmacht. Freilich sind die letztgenannten Versuche mit der nicht ganz einwandfreien Substitutionsmethode gemacht. Nach W. LUEG⁷⁾ wird der Wirkwiderstand für Frequenzen zwischen 1000—2000 Hertz durch Reiben, besonders durch schmerzhaftes Bürsten, sehr deutlich herabgesetzt. Ebenso wirken sonstige

¹⁾ Siehe F. WENNER, J. S. MARTIN u. N. FORMANN: Physic. Rev. (2) Bd. 18, S. 141. 1921. (Referat in dem Physik. Ber. 1922, S. 1050).

²⁾ Weitere Beispiele mit Angabe der gleichzeitig gemessenen Kapazität auf S. 687.

³⁾ Zitiert nach M. GILDEMEISTER: Elektrotechn. Zeitschr. 1919, H. 38.

⁴⁾ Zitiert nach EINTHOVEN und BIJTEL: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 198, S. 439. 1923.

⁵⁾ Sehr wichtig ist die Tatsache, daß bei gleichzeitiger Messung mit Gleich- und Wechselstrom der Widerstand für den letzteren kaum oder gar nicht schwankt, wenn der Gleichstromwiderstand sich um das Mehrfache ändert (J. AEBLY: Med. Inaug. Diss. Zürich 1910; M. GILDEMEISTER: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 25, S. 1093. 1911; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 389. 1912; H. GALLER, ebenda S. 156; A. BELOUSS, A. SCHWARTZ, R. KAUFHOLD: a. a. O. S. 660, 664, 666).

⁶⁾ EBEBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 190, S. 230. 1921.

⁷⁾ LUEG, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 212, S. 649. 1926.

Hautreizmittel (Jodtinktur). Alle diese Versuche werden später, bei der Frage der Hautkapazität, noch einmal zur Sprache kommen (S. 688, 689, 696). Bei Basedowkranken ist der Wirkwiderstand (1000—2000 Hertz) herabgesetzt, bei Myxödem gesteigert.

Veränderung der obersten Hautschichten durch Depilatorien (Sulfide) vermindert den Wirkwiderstand; Sticheln der Haut kann ihn, je nach den Versuchsbedingungen, vermehren oder vermindern (unveröffentlichte Versuche von Dr. F. DIEHL).

B. Gesamtkörper und Haut der Tiere.

Soweit höhere Tiere bis jetzt untersucht sind (Hunde, Katzen, Kaninchen, Meerschweinchen, Tauben), zeigt der Widerstand dieselben Eigentümlichkeiten wie der des Menschen. Die augenfälligsten derselben sind¹⁾: 1. Der Gleichstromwiderstand erscheint kleiner, wenn man mit der Meßspannung in die Höhe geht. Bei der Rückkehr zu niedrigeren Spannungen bleibt eine Widerstanddepression zurück (Hysteresis). 2. Der Gleichstromwiderstand nimmt oberhalb einer gewissen Meßspannung mit der Zeit ab. 3. Der Wechselstromwiderstand ist kleiner als der Gleichstromwiderstand und macht (bei gleichzeitiger Messung) die starken Schwankungen desselben nicht mit. Ferner: 4. Der Widerstand für Gleichstrom ist im ersten Augenblick besonders klein. 5. Bei der KOHLRAUSCH'schen Meßmethode (Induktorium und Telephon) erhält man ein schlechtes Minimum. 6. Der Wechselstromwiderstand nimmt bis zu einer gewissen Grenze mit der Meßfrequenz ab.

Auch bei den besagten Tieren sind scharfe Wechselstrommessungen nur dann möglich, wenn mit reinen Sinusströmen gemessen und die Hautkapazität kompensiert wird. Der Unterschied zwischen Gleich- und Wechselstromwiderstand verschwindet erst beim Kochen, noch nicht bei 69°. Daß auch der Hund mit seinen unentwickelten Knäueldrüsen die besagten Leitungseigenschaften zeigt, beweist, daß letztere nicht, wie manche Autoren gemeint haben, in erster Linie an die Drüsen gebunden sind. Benutzt man Gleichspannungen und wendet immer nach einigen Minuten, so wächst schließlich der Widerstand immer unter der Anode und sinkt unter der Kathode wie beim Menschen. Der Grad dieser Widerstandsschwankungen hängt anscheinend von den benetzenden Elektrolyten ab²⁾.

Auch die Froschhaut zeigt die oben kurz angeführten Erscheinungen³⁾.

Bezüglich der Theorie kann auf die obigen Ausführungen hingewiesen werden. Am wahrscheinlichsten ist es, daß der wechselnde Gleichstromwiderstand der elektrolytischen Polarisierung zuzuschreiben ist. Erst bei hohen Stromdichten entstehen wohl wirklich schlecht leitende Schichten, was sich in der gleichzeitigen Erhöhung des Wechselstromwiderstandes kundgibt. Allgemeines über die Frage der Polarisierung siehe S. 667 und 690.

Die oben erwähnten Messungen mit Wechselströmen verschiedener Frequenz (GILDEMEISTER, HOZAWA) werden unten noch einmal erwähnt werden, wenn die tierische Kapazität besprochen wird.

C. Pflanzen.

Schon in der älteren Literatur findet sich hier und da eine Bemerkung, aus der man auf sehr hohen Widerstand pflanzlichen Gewebes schließen kann.

¹⁾ GILDEMEISTER, M. (nach Versuchen von GEBHARDT und KASELOW): Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 323. 1922.

²⁾ BELOUSS, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 162, S. 507. 1915.

³⁾ GILDEMEISTER, M.: a. a. O. S. 674, Anm. 5. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 84. 1919. — HOZAWA, S.: Journ. of biophysics. Bd. 1, S. 185. 1925.

Man kann sich sehr leicht davon überzeugen, daß z. B. eine Kartoffel Gleichstrom nur sehr schlecht hindurchläßt¹⁾.

Erst aus neuerer Zeit stammen die ersten systematischen Untersuchungen über dieses Gebiet. EBBECKE und HECHT²⁾ haben Stengel und Blätter verschiedener Pflanzen mit Gleich- und Wechselstrom durchströmt. Der Gleichstromwiderstand war auch hier immer größer als der mit Wechselstrom gemessene; er nimmt ab mit längerer Durchströmung (und nach Beklopfen und Behandlung mit starken Induktionsströmen) und ist für hohe Stromdichten kleiner als für geringe. Auch hier zeigt sich eine Nachwirkung hoher Stromdichten, wenn man wieder zu mäßigen zurückgeht (Hysteresis), die erst nach längerer Zeit wieder verschwunden ist. EBBECKE und HECHT schließen sich der oben angeführten Theorie der Zellpolarisation und ihrer Herabsetzung (bei starken Strömen) durch Grenzflächenschädigung an; ob man freilich berechtigt ist, jede vermehrte Durchlässigkeit für Elektrizität eine Zellreizung zu nennen, ist eine Definitionsfrage.

Wechselstrommessungen (mit 740—1740 Hertz) ergaben ein schlechtes Minimum und, wie schon erwähnt, eine Impedanz, die beträchtlich kleiner ist als der Gleichstromwiderstand. Wurde die Oberhaut entfernt, so blieben die Erscheinungen teilweise bestehen.

Wie weit die elektrische Durchlässigkeit sich bei der Tätigkeit oder unter dem Einfluß äußerer Faktoren (Licht, Schwerkraft usw.) ändert, ist noch wenig erforscht worden. Die Erfahrungen im Tierreich lassen etwas Derartiges erwarten. Nach BRAUNER³⁾ vermindert sich der nach KOHLRAUSCH gemessene Widerstand eines Haferkeimlings mit der Belichtung; BRAUNER schließt daraus auf gesteigerte Permeabilität.

Sehr umfangreiche Untersuchungen über den Wirkwiderstand von Meerespflanzen (hauptsächlich Laminaria, ferner Ulva, Zostera, Nitella, Rhodymenia u. a.) sind von OSTERHOUT⁴⁾ angestellt worden. Benutzt wurden reine Wechselströme von 1000 Hertz, die Phasenverschiebung wurde durch einen Hilfskondensator kompensiert. Es kam dem Autor darauf an, die Änderungen des Widerstandes beim Absterben und bei der Einwirkung verschiedener Chemikalien festzustellen. OSTERHOUT findet, daß es zwei Arten von Stoffen gibt: die einen erzeugen Abnahme des Widerstandes, mit Tod endigend; die anderen zuerst Ansteigen des Widerstandes, dann Fall, dann Tod. Zur Gruppe I gehören die einwertigen Kationen; je höher die Wertigkeit des Anions, desto rascher der Fall. Gruppe II umfaßt mehrwertige Kationen (je höherwertig, desto steiler der Anstieg), das H-Ion, Narkotica, Gallensalze. Die Anionen andererseits vermindern das Ansteigen desto mehr, je höherwertig sie sind. Kaltblüterhaut scheint sich im wesentlichen ebenso zu verhalten. Der Autor stellt die Theorie auf, daß der Widerstand ein Maß der Zellpermeabilität sei (die Zwischenzellsubstanzen spielen bei den geschilderten Erscheinungen keine wesentliche Rolle), und daß es dabei auf einen Stoff ankomme, der nach dem Gesetze der mono-

¹⁾ Über die (hier nicht zu besprechenden) sonstigen elektrophysiologischen Untersuchungen an Pflanzen siehe W. BIEDERMANN: Elektrophysiologie, S. 441. Jena 1895. Einiges über Flammströme bei Pflanzen bei A. D. WALLER: Die Kennzeichen des Lebens. S. 18 u. 126. Berlin 1905.

²⁾ EBBECKE, U. u. G. HECHT: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 199, S. 88. 1923.

³⁾ BRAUNER, L.: Zeitschr. f. Bot. Jg. 16, S. 113. 1924.

⁴⁾ OSTERHOUT, W. J. V.: Injury recovery and death, in relation to conductivity and permeability. Philadelphia u. London: Lippincott 1922 (viel Literatur). Ferner zahlreiche Arbeiten in Science, Journ. of biochem., Journ. of gen. physiol. Biochem. Zeitschr. Bd. 67, S. 272.

molekularen Reaktion aus einem Anfangsstoff entstehe und in einen Endstoff übergehe. Verminderung des Widerstandes wird in allen Fällen als Zeichen von Schädigung (injury) angesehen¹⁾.

D. Tierische Organe und Gewebe ausschl. der Haut.

Darüber findet man in der älteren Literatur so gut wie nichts, wenn man von den Muskeln und Nerven absieht²⁾. Die Leitungsverhältnisse dieser beiden Organe sind aus theoretischen Gründen zuerst von E. DU BOIS-REYMOND³⁾, dann von L. HERMANN⁴⁾ so gründlich bearbeitet worden, wie es der damalige Stand der Methodik zuließ. Technisch werden die Messungen dadurch erschwert, daß alle Organe durch Meßströme, die eine gewisse sehr geringe Intensität überschreiten, gereizt werden und dabei in einen physikalisch und chemisch neuen Zustand geraten, der mit Elektrizitätserzeugung verbunden ist. Außerdem haben wir es, soviel bekannt, in allen Fällen mit kapazitiven Stromverzerrungen zu tun, so daß wieder zwischen Impedanz und Wirkwiderstand zu unterscheiden ist und saubere Messungen mit Induktionsströmen unmöglich sind⁵⁾. Schließlich ist bei Verwendung von Hochfrequenzströmen an die mögliche (wohl richtiger wahrscheinliche) Fälschung des Ergebnisses durch die „Erdkapazitäten“ zu denken⁶⁾. Aus allen diesen Gründen sind die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen mit wenigen Ausnahmen nur als Vorarbeiten zu betrachten.

a) *Muskeln*. Der Gleichstromwiderstand⁷⁾ ist in der Längsrichtung vier- bis neunmal kleiner als quer gemessen (Gleichstrom und niederfrequente Induktionsströme) (HERMANN). Der hohe Querwiderstand fällt bei der Totenstarre; beim Absterben (Kochhitze) wird er dem Längswiderstande gleich. HERMANN schreibt dies der Polarisierung zu. Der strikte Beweis dafür (Widerstands- und Kapazitätsmessung mit Wechselstrom) steht noch aus. Jedoch spricht für die HERMANNsche Auffassung die Tatsache, daß der Gleichstromwiderstand mit steigender Gleichspannung fällt. Ferner ist es von vornherein wahrscheinlich, daß alle lebenden Gebilde sich grundsätzlich, von quantitativen Unterschieden abgesehen, ebenso verhalten wie die Haut.

Bei der Tätigkeit nimmt nach E. DU BOIS-REYMOND der Gleichstromwiderstand des Muskels ab⁸⁾. Das stünde wieder in Analogie zur Haut (neurogalvanisches Phänomen — siehe S. 664 und die in Anm. 9 zitierte Arbeit von SCHWARTZ — und die Abhandlung über den galvanischen Hautreflex in diesem Bande) sowie zum Nerven (S. 679). Jedoch kann die behauptete Tatsache noch nicht als ganz gesichert gelten, da sie von A. SCHWARTZ⁹⁾ nicht bestätigt werden konnte. Es ist technisch äußerst schwierig, den Einfluß der Formveränderung auszuschließen.

GALEOTTI¹⁰⁾ hat angegeben, daß der Muskel beim Absterben (und bei der Ermüdung) ein Stadium erhöhten Widerstandes durchmache. Das ist von OSTER-

¹⁾ Siehe dazu S. 668 oben.

²⁾ Die ältere Literatur ist zu finden in L. Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. I, S. 86. 1879; NAGELS Handb. d. Physiol. Bd. IV, S. 519. 1909.

³⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen II/1, S. 78, 233 ff., 444; Ges. Abh. I, S. 80 ff.

⁴⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 5, S. 223. 1871; Bd. 39, S. 490. 1886.

⁵⁾ Siehe oben S. 672.

⁶⁾ S. 673, Anm. 6 und S. 685, Anm. 3.

⁷⁾ Siehe auch die Angaben über den durch übergroße Stromdichten hervorgerufenen „sekundären Widerstand“, der mit Flüssigkeitstransport und sichtbarer Gestaltsveränderung (Einschnürung an der Anode) verbunden ist. E. DU BOIS-REYMOND: Monatsber. d. Ak. d. Wiss. Berlin, 20. Dezbr. 1860; MOLESCHOTTS Untersuchungen usw. Bd. VIII; H. MUNK: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1873, S. 241.

⁸⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen usw. Bd. II/1, S. 81.

⁹⁾ SCHWARTZ, A.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27, S. 734. 1913.

¹⁰⁾ GALEOTTI, G.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 43, S. 289. 1902; Bd. 45, S. 65. 1904.

HOUT¹⁾ bezweifelt und Versuchsfehlern zugeschrieben worden; auch G. von BUD²⁾ hat in einer Arbeit, die mit allen Hilfsmitteln moderner Methodik angestellt ist (reine Wechselströme von einigen tausend Hertz, Verschärfung des Minimums durch passend eingeschaltete Kondensatoren, extrem schwache Meßströme), nichts davon gesehen. Den schließlichen starken Anstieg der Leitfähigkeit wird man wohl dem Zerfall hochmolekularer Verbindungen und der Zerstörung der Struktur zuschreiben müssen³⁾.

b) *Nerven*. Es ist schon oben erwähnt worden, daß in der Frühzeit der Elektrophysiologie dem Nerven eine ganz besonders hohe Leitfähigkeit zugeschrieben wurde, was wohl in dem Vergleich mit Leitungsdrähten seinen Grund hatte. Später erwies sich das als Irrtum. Nach den Untersuchungen von BROEMSER⁴⁾ hat der Nerv eine spez. Leitfähigkeit von $229 \text{ Ohm} \times \text{Zentimeter}$ (Ringerlösung hat etwa $96 \text{ Ohm} \times \text{cm}$).

Beim Absterben⁵⁾ und bei der Narkose nimmt die Leitfähigkeit zuerst ab; BROEMSER stellt die Theorie auf, daß dadurch Umstände wegfallen, die die Ionenbeweglichkeit begünstigen⁶⁾.

Der Widerstand des Nerven, geprüft mit Gleichstrom, zeigt zahlreiche Eigentümlichkeiten, die zu einer großen Literatur Anlaß gegeben haben.

Bei Anlegung sehr großer „unphysiologischer“ Spannungen macht sich zunächst der schon erwähnte, höchstwahrscheinlich auf Wasserverschiebung beruhende sog. sekundäre Widerstand geltend⁷⁾. Davon wollen wir hier absehen. Von besonderer physiologischer Bedeutung ist, daß beim Nerven wie beim Muskel der Längswiderstand kleiner ist als der der Quere nach gemessene, was von HERMANN zum größten Teil der Polarisation zugeschrieben wird. Jedoch hielt er auch Struktureinflüsse nicht für ausgeschlossen, eine Auffassung, die durch neuere Untersuchungen aus dem CREMERSchen Institut⁸⁾ gestützt wird. Zudem gelang es HERMANN nicht, die von der Polarisationstheorie geforderten Unterschiede zwischen Gleich- und Wechselstromwiderstand und die Abnahme des letzteren mit Zunahme der Frequenz mit den damaligen Mitteln nachzuweisen. Das ist jedoch in letzter Zeit R. KRÜGER mit vollkommenerer Methodik (reine Wechselströme großer Frequenz, Verschärfung des Minimums durch Kompensation der Phasenverschiebung, Vermeidung störender Erdkapazitäten) gelungen. Indes beweisen auch diese Versuche, daß ein großer Teil des Unterschiedes beider Widerstände in der Struktur begründet ist.

Beispiel⁹⁾: Froschischiadicus, Elektrodenabstand 10 mm, Wirkwiderstände in 1000 Ohm.

Frequenz Hertz .	500	1000	2000	4000	6700
Wirkwiderstand .	50,4	47,0	44,2	42,1	41,2

¹⁾ OSTERHOUT, W. J. V.: a. a. O. S. 676, Anm. 4. — Auch KODIS (Americ. journ. of physiol. Bd. 5, S. 267. 1901) hat die Angabe nicht bestätigen können.

²⁾ G. v. BUD: Zeitschr. f. Biol. Bd. 86, S. 108. 1927.

³⁾ Nach W. HARTREE und A. V. HILL (Biochem. journ. Bd. 15, S. 379. 1921) ist die Leitfähigkeit des mit Chloroform abgetöteten Froschmuskels gleich einer 0,36proz. Kochsalzlösung; sie hat ungefähr denselben Temperaturkoeffizienten wie diese.

⁴⁾ BROEMSER, PH.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, 49. S. 1921; Bd. 83, S. 355. 1925. (Mit wenig frequentem Wechselstrom gemessen; der Wert dürfte dem des Gleichstromwiderstandes annähernd gleich sein.) Mit Gleichstrom erhalten H. ROSENBERG und F. SCHNAUDER (Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 175. 1923) $218-264 \Omega \times \text{cm}$.

⁵⁾ Zuerst von H. MUNK gefunden (Unters. üb. d. Wesend. Nervenerregung I, Leipzig 1869).

⁶⁾ Weitere Arbeiten über chemische Einflüsse auf den Nervenwiderstand: ROSENBERG, H. u. P. HENKE: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 139. 1924. — NETTER, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 215, S. 373. 1927 (Auslaugen in Zuckerlösung).

⁷⁾ HERMANN, L.: Handb. d. Physiol. Bd. 2, S. 27ff. 1879; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 1. 1887.

⁸⁾ ROSENBERG, H. u. H. LENTZ: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 115. 1923.

⁹⁾ KRÜGER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 66. 1928. Über die gleichzeitig gemessenen Kapazitäten s. S. 687.

In der Erregung sinkt der Gleichstromwiderstand, d. h. ein schon vorher durchgeleiteter Gleichstrom wird stärker, wenn Impulse über den Nerven laufen. Dieser Tatbestand ist früh entdeckt worden¹⁾ und kann verschieden gedeutet werden. HERMANN²⁾ hat daraus seinen Inkrementsatz abgeleitet, der besagt, daß der elektrische Ausdruck einer auf eine Anode auflaufenden oder von einer Kathode weglaufenden Erregungswelle zunimmt, im Gegenfall aber abnimmt³⁾. Danach handelt es sich also wieder um eine „vorgetäuschte“ Änderung des Gleichstromwiderstandes. Der Fall liegt hier wieder so, daß ein Streit über die eine oder andere Ausdrucksweise keinen Sinn hätte. Wieweit dabei Änderungen der Polarisierbarkeit, also nach unserer Auffassung der Grenzschichten, mitspielen, ist vorläufig nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Sie wird von der Mehrzahl der Autoren angenommen, in Fortführung der zuerst von HÖBER⁴⁾ ausgesprochenen Anschauung, daß die Grenzschichten (Membranen) erregter Organe für Ionen durchgängiger werden, sozusagen ein Loch bekommen. BERNSTEIN⁵⁾ hat zuerst mit aller Klarheit ausgesprochen, daß bei einem Nerven, auch ohne Erregung, die Grenzschichten in der Nähe der Anode verdichtet, in der Nähe der Kathode aufgelockert werden⁵⁾. Eine Stütze dieser Auffassung sind die Färbeversuche BETHES und seiner Schüler⁶⁾ und die Tatsache, daß der GlWdstd an der Anode vermehrt, an der Kathode vermindert ist⁷⁾. Wechselstromversuche versprechen auch hier weitere Klärung.

Mehrere Autoren haben die Frage behandelt, wie sich der Widerstand auf die verschiedenen Teile des Nerven verteilt, d. h. welcher Teil eines zugeleiteten Stromes erstens durch das Bindegewebe am eigentlichen Nerven vorbeigeleitet wird, und welcher dann im Nerven selbst auf die Hülle und den Kern entfällt. Daß lange nicht der ganze zugeleitete Strom zum Beispiel für die Reizung in Betracht kommt, daß der Nervenkerne Nebenschlüsse hat⁸⁾, folgt schon aus der mikroskopischen Betrachtung. Die Rolle dieser Nebenschlüsse als Moment, das die Polarisation vermindert, die Depolarisation aber befördert, ist mehrfach betont worden⁹⁾. In neuerer Zeit hat EBBECKE gemeint, daß sehr kurze Zeit nach Stromschluß praktisch der gesamte Gleichstrom am Nervenkerne vorbeigehe. Wir kommen auf diese Frage noch einmal bei der Besprechung des Elektotonus zurück (S. 701 und 702).

Die Frage nach dem Widerstandsverhältnis Kern/Hülle („Kernhüllenverhältnis“) unter idealisierten Verhältnissen (nämlich unter der Voraussetzung, daß die Stromfäden beide Nerventeile nur der Länge nach durchsetzen, also z. B. durch einen Querschnitt ein-, durch einen anderen austreten), spielt eine

¹⁾ GRÜNHAGEN: Zeitschr. f. rat. Med. (3) Bd. 36, S. 132. 1869. — HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 6, S. 560. 1872; Bd. 7, S. 349. 1873.

²⁾ HERMANN, L.: Handb. d. Physiol. Bd. II, S. 165. 1879.

³⁾ Siehe die kapillarelektrometrischen und saitengalvanometrischen Aufnahmen solcher Wellen bei F. VERZAR: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 152, S. 279. 1913; Bd. 206, S. 703. 1924; Bd. 211, S. 244. 1926. — BISHOP, G. H., ERLANGER, J. u. H. S. GASSER: Americ. Journ. of physiol. Bd. 76, S. 204. 1926.

⁴⁾ Siehe HÖBER, R.: Physik. Chemie d. Zelle u. d. Gewebe, 6. Aufl., Kap. 12. Leipzig 1926.

⁵⁾ BERNSTEIN, J.: Elektrobiologie S. 135. Braunschweig 1912.

⁶⁾ BETHE, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 183, S. 289. 1920. Dort auch die ältere Literatur.

⁷⁾ MUNK, H.: Arch. f. (An. u.) Physiol. 1866, S. 371. — HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 67, S. 252, Anm. 1. 1897. — EBBECKE, U.: Ebenda Bd. 195, S. 555. 1922.

⁸⁾ Nervenhülle und Bindegewebe.

⁹⁾ Am eindringlichsten wohl von L. HERMANN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 38, S. 171. 1886. — Siehe auch H. SCHELLNER: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 283. 1924.

große Rolle in der CREMERschen Theorie der Nervenleitung¹⁾ und ist an einer anderen Stelle dieses Handbuches besprochen. Es sei deshalb hier nur auf einige einschlägige Arbeiten verwiesen²⁾.

c) *Andere Organe.* Die älteren Versuche auf diesem Gebiete behandeln vorwiegend den Wechselstromwiderstand; da jedoch teils Induktionsströme zur Verwendung kamen³⁾ (wobei das telephonische Minimum immer schlecht ist), teils bei Hochfrequenz⁴⁾ die Ströme nach zeitlichem Verlauf und Frequenz (gedämpfte Wellen) undefiniert, manchmal auch so stark waren, daß sie die Organe merkbar erwärmten, sind ihre Ergebnisse recht unsicher. Die absoluten Werte der Leitfähigkeiten sollen deshalb hier übergangen werden. Erwähnt muß werden, daß GALEOTTI zuerst den alten MUNKschen Befund, daß die Leitfähigkeit eines Nerven beim Absterben zunächst abnimmt, auf zahlreiche andere Organe ausdehnen konnte; daß die Alternative: Verminderung der Ionenkonzentration oder Herabsetzung ihrer Bewegungsfähigkeit? auch heute noch nicht entschieden werden kann, ist schon oben erwähnt worden.

In neuerer Zeit sind einige Versuchsreihen mit einwandfreier Methodik veröffentlicht worden.

So teilen CRILE, HOSMER und ROWLAND⁵⁾ über den Widerstand von Geweben folgendes mit. Mit Wechselströmen von 1000 Hertz ergaben sich bei normalen Kaninchen und Körpertemperatur folgende Leitfähigkeiten, gemessen in reziproken Ohm, bestimmt an über 100 Tieren: Rückenmarksflüssigkeit 0,0164—0,0194; Galle 0,0139—0,0164; Blut 0,00739—0,00852; willkürliche Muskeln 0,00580—0,00745; Großhirn 0,00161—0,00198; Kleinhirn 0,00126—0,00151; Herz 0,00105—0,00107 (schwankend); Leber 0,00061—0,00101; Lunge 0,00051 bis 0,00071. Alle diese Angaben beziehen sich auf die erste Stunde nach der Herausnahme, dann treten Veränderungen ein. Die Verfasser machen mancherlei interessante Angaben über pathologische Verhältnisse; so sollen z. B. Erschöpfungszustände aller Art (hervorgerufen z. B. durch Entziehung des Schlafes, Hetzjagd, schmerzhaftes Eingriffe, mehrfache Adrenalingaben, langdauernde Schilddrüsenfütterung, Narkose) die Leitfähigkeit des Großhirns vermindern und die der Leber vermehren, während es bei Erregungszuständen wahrscheinlich umgekehrt ist. Geschwülste leiten desto besser, je bösartiger sie sind, d. h. je rascher ihr Wachstum.

Die gute Leitfähigkeit von Geschwülsten ist schon mehrfach festgestellt worden; MEYER⁶⁾ wollte darauf eine Methode gründen, um durch Sondierung Gehirngeschwülste zu lokalisieren. WATERMAN⁷⁾ bestimmte bei Geschwülsten mit Wechselströmen (300—380 Hertz) gleichzeitig den Wirkwiderstand und die Phasenverschiebung [durch Einschaltung einer Spule solcher Größe, daß das telephonische Minimum scharf wird⁸⁾]. Der Wirkwiderstand erwies sich als ver-

¹⁾ CREMER, M.: Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 31. 1923.

²⁾ STÜRTZBECHER, M.: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 61. — ROSENBERG, H. u. W. SOMMERFELD: Ebenda Bd. 2, S. 93. — ROSENBERG, H. u. P. HENKE: Ebenda Bd. 2, S. 139. — KEIL, F. u. P. GÄRTNER: Ebenda Bd. 2, S. 209. — SCHELLNER, H.: Ebenda Bd. 2, S. 283.

³⁾ GALEOTTI, G.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 43, S. 289. 1902. Hierin sehr interessante, nach den Erörterungen von S. 668 ff. leicht verständliche Beobachtungen über Zusammenhang zwischen Güte des Minimums und scheinbarer, d. h. durch kapazitive Einflüsse getrübt, Leitfähigkeit.

⁴⁾ ALT u. SCHMIDT: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53, S. 575. 1898. — WILDERMUTH, F.: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 22, S. 511. 1910/11.

⁵⁾ CRILE, G. W., H. R. HOSMER u. A. F. ROWLAND: Americ. journ. of physiol. Bd. 60, S. 59. 1922.

⁶⁾ Literatur bei LICHOTZKY: Zentralbl. f. Chir. 1926, S. 452.

⁷⁾ WATERMAN, N.: Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. 1922, Nr. 18; Biochem. Zeitschr. Bd. 133, S. 535. 1922; Zeitschr. f. Krebsforsch. Bd. 20, S. 375. 1923.

⁸⁾ Methodik bei M. GILDEMEISTER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 84. 1919.

mindert (gegenüber normalem Gewebe), noch mehr aber die kapazitiven Eigenschaften, so daß der Quotient:

kompensierende Spule dividiert durch Wirkwiderstand

bei Geschwülsten anscheinend in typischer Weise vermindert ist. Bemerkenswert ist, daß isotonische Calciumchloridlösung nach WATERMAN bei normalen Geweben diesen Quotienten verkleinert, bei Geschwülsten aber vergrößert, was theoretisch bedeutungsvoll ist.

Die Veränderungen, die der Wirkwiderstand von Geweben in der ersten Zeit nach der Herausnahme aus dem Körper durchmacht, offenbar im Zusammenhang mit der Autolyse, hat kürzlich G. v. BUD¹⁾ untersucht. Während der Muskel sofort einen ständig fortschreitenden Abfall des Widerstandes erkennen ließ, zeigte der Widerstand der Leber und der Niere von Fröschen, Mäusen und Kaninchen den umgekehrten Gang: er stieg trotz Temperaturkonstanz zunächst stundenlang, um erst dann wieder den Anfangswert zu erreichen und schließlich beim Absterben der Zellen auf ganz niedrige Werte zu fallen. Es ist schon oben erwähnt worden, daß die Deutung solcher Erscheinungen noch Schwierigkeiten macht; bei der Leber wird man an Mobilisierung des Glykogens und Verminderung der Ionenbeweglichkeit durch die nichtleitenden Zuckermoleküle denken, wobei aber Änderungen der Grenzflächenpermeabilität nicht ausgeschlossen sind.

Manche wichtige Fragen, die bei Haut, Muskel und Nerv schon eine gewisse Klärung gefunden haben, z. B. die nach dem Zusammenhang zwischen Tätigkeit und Durchlässigkeit für den elektrischen Strom, sind bei den sonstigen Organen noch kaum in Angriff genommen worden. Zu erwähnen sind zwei Arbeiten von RAY und RAPPORT²⁾, und von BRONK und GESELL³⁾, aus denen hervorgeht, daß auch das Herz (R. u. R) und die Speicheldrüsen (B. u. G.) bei der Tätigkeit an Leitfähigkeit zunehmen.

E. Suspensionen.

In erster Linie ist hier das Blut zu nennen, von dem schon lange bekannt ist⁴⁾, daß es, mit niederfrequentem Wechselstrom nach der KOHLRAUSCHschen Methode gemessen, einen sehr hohen Leitungswiderstand zeigt, etwa so, als ob die Erythrocyten sich gar nicht an der Leitung beteiligten. HÖBER⁵⁾ hat zuerst versucht, die offenbar schlecht leitenden (oder polarisatorisch wirksamen) Oberflächenschichten der Blutkörperchen durch hochfrequente Schwingungen zu überspringen und hat nach zwei verschiedenen Methoden feststellen können, daß das Innere der Erythrocyten leitet, etwa entsprechend einer 0,1—0,4proz. Kochsalzlösung. Die Salze im Innern sind also vorwiegend frei und nicht organisch gebunden. Zu demselben Schlusse kommen auch M. PHILIPPSON⁶⁾ und FRICKE und MORSE⁷⁾

¹⁾ G. v. BUD: Zeitschr. f. Biol. Bd. 86, S. 108. 1927.

²⁾ RAY, G. B. u. D. RAPPORT: Americ. Journ. of physiol. Bd. 76, S. 224. 1926.

³⁾ BRONK, D. W. u. R. GESELL: Ebenda Bd. 76, S. 179. 1926.

⁴⁾ Ältere Literatur bei A. v. TSCHERMAK: Allg. Physiologie Bd. I, S. 491.

⁵⁾ HÖBER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 133, S. 237. 1910; Bd. 148, S. 189. 1912.

⁶⁾ PHILIPPSON, M.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 83, S. 1399. 1920.

⁷⁾ FRICKE, H. u. ST. MORSE: Journ. of gen. physiol. Bd. 9, S. 137. 1925 (800 bis 4500000 Hertz). Theorie der Messung: H. FRICKE: Phys. Rev. (2) Bd. 21, S. 708. 1923; Bd. 26, S. 678. 1925. Hervorzuheben ist, daß der Autor die Rechnung durchführt für eine Kapazität, die einem Widerstand *parallel* geschaltet ist, während man Polarisationskapazitäten gewöhnlich als Serienkapazitäten behandelt. (Nötigenfalls nach S. 685, Anm. 2, umzurechnen.) Die Membrankapazität eines Erythrocyten ergibt sich so zu $80 \mu\text{F}/\text{cm}^2$, was bei einer Dielektrizitätskonstanten von 4 einer Dicke von $4 \cdot 10^{-7} \text{ cm}$ entspricht. Siehe auch S. C. BROOKS: Journ. of gen. physiol. Bd. 7, S. 587. 1925, u. M. SUZUE: Journ. of biophysics Bd. 1, S. 259. 1925.

(spez. Widerstand im Innern der Kalbsblutkörperchen etwa 3,5mal so groß wie der des Serums, d. h. ungefähr gleich einer 0,17proz. Kochsalzlösung).

Was die Leitfähigkeit sonstiger Aufschwemmungen (Pflanzenzellen, Bakterien) anbetrifft, so liegen bisher nur wenige Angaben vor. Die Anwendung von reinen Wechselströmen mit Kompensation etwaiger Phasenverschiebungen erlaubt, manche Fragen in Angriff zu nehmen, die früher bei so kleinen Objekten schwer oder gar nicht zugänglich waren, z. B. der Permeabilität und ihrer Änderung beim Absterben. Einige Angaben darüber macht BROOKS¹).

Weitere Arbeiten zu diesem Kapitel:

E. KÜHNE, Widerstandsbestimmungen bei Muskeln und Nerven nach der KOHLRAUSCH'schen Methode. Tierärztl. Inaug.-Diss., Gießen 1908.

G. F. GÖTHLIN, Pflüg. Arch. Bd. 133, S. 87. 1910 (Leitungswiderstand und Dielektrizitätskonstante von Gehirnsubstanz).

M. PHILIPPSON, Arch. internat. de physiol. Bd. 18, S. 161. 1921. Bull. de l'acad. roy. Belg. Cl. d. scienc. 1921, S. 387. Compt. rend. de la soc. de biol. Bd. 83, S. 1399. 1920. (Zahlreiche Angaben über Wechselstromwiderstände von tierischen und pflanzlichen Teilen, Frequenz 500 bis 10 000 000. Keine Kompensation der Phasenverschiebung, keine Berücksichtigung der Erdkapazität.) Spätere Mitteilungen verwandten Inhalts: Compt. rend. de la soc. de biol. Bd. 90. S. 373 und 375 (Leberwiderstand im anaphylaktischen Shock).

Zweites Kapitel.

Die sekundär-elektromotorischen Erscheinungen.

Der Name stammt von E. DU BOIS-REYMOND²), der diese Erscheinungen definierte als „elektromotorische Erscheinungen, die ein fremder Strom in der durchflossenen Strecke selbst erzeugt, und die daher meist nur erkannt werden, sofern sie den fremden Strom überdauern. Die sekundär-elektromotorischen Erscheinungen stellen sich zunächst unter dem Bilde von Polarisationsströmen dar.“ Nicht damit gemeint sind diejenigen Potentialschwankungen in Geweben, hauptsächlich Muskeln, Nerven, Drüsen, für die der elektrische Strom bloß das auslösende Moment ist (Aktionsströme), insofern als er auch durch einen anderen Reiz, z. B. den mechanischen, hätte ersetzt werden können. Jedoch macht die Abgrenzung nach dieser Seite hin nach dem jetzigen Stande des Wissens manche Schwierigkeiten, z. B. bei den Flammströmen und dem Fleischleffekt, um so mehr, als bei elektrischer Reizung sich beide Klassen mischen, wenigstens wenn die Verhältnisse in der Nähe der Elektroden untersucht werden³).

Zunächst sollen, in Anlehnung an obige Definition, die *nach Öffnung des fremden Stromes* ableitbaren Spannungen besprochen werden. Dann kommt der indirekte Weg zur Sprache: man kann die *während des Stromflusses* vorhandenen EMK aus mehrfachen Widerstandsmessungen berechnen.

Von einer anderen Seite betrachtet man dasselbe Problem, wenn man von der Speicherungsfähigkeit eines Systems für Elektrizität, *der Kapazität*, fragt.

¹) BROOKS, S. C.: Journ. of gen. physiol. Bd. 5, S. 365. 1923 (Referat in Ronas Ber. Bd. 20, S. 275). Besonders bemerkenswert sind die methodischen Angaben desselben Autors, ebenda Bd. 7, S. 327. 1924 u. Bd. 7, S. 587. 1925.

²) DU BOIS-REYMOND, E.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1884, S. 1. Ferner Untersuchungen Bd. II/2, S. 377.

³) Es kommt dabei auf die Frage hinaus, ob die dem Objekt zu entnehmende elektrische Energie unmittelbar vom zugeleiteten Strome stammt, oder aus inneren Umsetzungen des Objektes. Nochmals sei darauf hingewiesen, daß jedes Stück eines Leiters vom Widerstande W als Quelle einer elektromotorischen Kraft IW anzusehen ist, wenn in ihm der Strom I fließt. Dieser Fall ist natürlich oben auch nicht gemeint. Diese EMK hat, im Gegensatz zur „wahren“, die Eigenschaft, daß sie mit dem erzeugenden Strom immer „in Phase“ ist, insbesondere mit ihm zugleich verschwindet. Siehe S. 668, Abschnitt IV.

Darüber handeln die Abschnitte C und D. Schließlich folgt, nach einigen Abschnitten über verwandte Fragen und über Theoretisches, als Anhang der *Fleischleffekt*.

A. Ladungserscheinungen an tierischen Organen.

Wie seit 200 Jahren bekannt ist, läßt sich der Körper als Ganzes, wenn man ihn gegen die Umgebung isoliert, natürlich ebenso gut elektrisch laden wie jeder andere Leiter. Bei sehr trockner Haut können sich partiell auf der Haut sehr hohe Potentiale durch Reibung oder Dehnung bilden und längere Zeit halten, was manchmal zu kühnen Hypothesen Anlaß geboten hat¹⁾.

Etwas anderes sind die durch die Struktur der Körpergewebe bedingten sich in der Bahn eines „polarisierenden“ Stromes anhäufenden Ladungen. Sie sind hier nicht, wie bei einer einfachen Polarisationszelle, nur unmittelbar an den Elektroden zu finden, sondern auch im Innern des tierischen Leiters [innere oder Infiltrationspolarisation²⁾], was leicht verständlich ist, wenn man an die Vielzahl hintereinandergeschalteter Einzelteile denkt.

Die erste Beobachtung stammt von PELTIER³⁾, der an einem vorher durchströmten Froschkörper galvanometrisch eine beträchtliche Ladung nachwies. Vielerlei Angaben finden sich bei E. DU BOIS-REYMOND⁴⁾ und HERMANN⁵⁾. Die Quintessenz ist, daß die nach dem Öffnen ableitbare Spannung nur einen kleinen Bruchteil (günstigenfalls wenige Prozente) der angelegten beträgt. Es muß aber betont werden, daß immer ein ziemlich rohes Verfahren (Wippe) angewendet wurde, so daß zwischen Stromunterbrechung und Verbindung mit dem Meßinstrument notwendigerweise eine Zeit von mindestens $\frac{1}{10}$ Sekunde vergehen mußte, genügend, um einen großen Teil der Ladung zu zerstreuen. Zuerst DAVID⁶⁾, dann STROHL⁶⁾ haben mit präzisen Rheotomen gearbeitet. Es hat sich herausgestellt, daß nach genügend kurzer Zerstreuungszeit (gleich oder kleiner als $\frac{1}{120000}$ Sekunde) der menschliche Körper noch 80% einer 10-Volt-Ladung hat⁷⁾, und daß davon nach $\frac{1}{2000}$ Sekunde noch $\frac{4}{5} - \frac{2}{3}$ vorhanden sind. Die Ladung nimmt mit der Dauer des Stromschlusses zunächst zu, und zwar bei niederen polarisierenden Spannungen minutenlang, bei hohen (10 Volt und mehr) nur kurze Zeit, z. B. 1 Sekunde, um dann wieder zu fallen. Kälte steigert die Ladbarkeit, Wärme vermindert sie.

Der letzterwähnte Befund (Temperatureinfluß) ist auch von HERMANN⁸⁾ an Nerven und Muskeln erhoben worden.

Von Wichtigkeit ist die Angabe von AEBLY⁹⁾, daß während des Ablaufes eines psychogalvanischen Reflexes, bei gleicher Zerstreuungszeit, die ableitbaren Spannungen vermindert sind.

¹⁾ Siehe viele hierhergehörige Angaben bei E. DU BOIS-REYMOND: Untersuchungen Bd. I, S. 10; Bd. II/2, S. 186. Ferner E. HARNACK: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 17, S. 653. 1904. — BETHE, A.: ebenda S. 755. — A. HEYDWEILLER, Ann. d. Physik [4] Bd. 8, S. 227. 1902. — Zwei Punkte der Körperoberfläche sind fast immer gegeneinander elektrisch ungleichartig. Das Gebiet ist noch kaum bearbeitet.

²⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Unters. Bd. II/2, S. 406. — HERMANN, L.: Handb. d. Physiol. Bd. 1, S. 88. — Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 33, S. 103. 1884. — WALLER, A. D.: a. a. O. S. 657. Dort auch die ausgedehnte Literatur des Gebietes.

³⁾ Zitiert bei E. DU BOIS-REYMOND: Unters. Bd. II/2, S. 378.

⁴⁾ Siehe die schon zitierten Stellen, sowie Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1891, S. 402.

⁵⁾ DAVID, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 101. 1922. — Siehe auch die Nachschrift von M. GILDEMEISTER dazu, ebenda S. 112 (Literatur).

⁶⁾ A. a. O. S. 663, Anm. 2.

⁷⁾ STROHL hat im günstigsten Falle Gegenspannungen von mehr als 20 Volt beobachtet.

⁸⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 1. 1887.

⁹⁾ AEBLY, J.: Med. Inaug. Diss. Zürich 1910.

B. Indirekte Bestimmung der Gegenspannungen.

Die erwähnten Ladungen müssen sich während des Stromflusses durch Stromschwächung geltend machen. Das legt den Versuch nahe, sie aus den Versuchsdaten zu berechnen. Dem Verfahren liegt folgende Überlegung zugrunde¹⁾: Legt man an das Objekt, das einen OHMSchen Widerstand W habe, eine Gleichspannung E an, so ist nach dem OHMSchen Gesetz, wenn sich die Gegenspannung ε entwickelt, $IW = E - \varepsilon$. Gelingt es nun, W mit einer Methode zu messen, die von Gegenspannungen unabhängig ist, so sind auf der rechten Seite der Gleichung $\varepsilon = E - IW$ alle Größen bekannt. Eine solche Methode ist annähernd die Wechselstrommessung, und zwar desto einwandfreier, je höher die Meßfrequenz.

HERMANN hatte bei Nerven, ausgehend von der Kernleitertheorie, sehr hohe Gegenspannungen vermutet und versuchte sie nach der angedeuteten Methode zu berechnen, erhielt jedoch nicht die erwarteten großen Werte, nach seiner Meinung wegen ungenügender Steigerung der Meßfrequenz. Wahrscheinlich aber sind die Gegenspannungen durch bindegewebige Nebenschlüsse so nach außen abgeschirmt, daß sie sich der Messung nach dieser Methode entziehen²⁾. Für die menschliche Haut ergab die Berechnung³⁾ Werte, die etwa mit den von DAVID und STROHL später direkt gemessenen übereinstimmten; auch die Einflüsse der polarisierenden Spannung und der Durchströmungsdauer wurden durch die indirekte Methode erfaßt.

Man kann auch die Gegenspannungen aus der Anfangszacke des konstanten Stromes berechnen und erhält dann Werte, die gut zu den unmittelbar gemessenen stimmen⁴⁾.

C. Kapazität.

Die Entwicklung der Elektrizitätslehre in den letzten Jahrhunderten hat dazu geführt, daß man bei aufladbaren Systemen nicht nur nach dem Betrage der Gegenspannung, sondern außerdem, oder vielmehr vorwiegend, nach der Menge der Elektrizität fragt, die bei gegebener Spannung aufgespeichert werden kann, d. h. nach der Kapazität. Diese Fragestellung hat sich auch für die Physiologie als fruchtbar erwiesen.

Die Angaben über die Kapazität tierischer und pflanzlicher Organe gehen weit auseinander; das ist weniger eine Folge abweichender Methodik oder gar mangelhafter Versuche, als unpräziser Definitionen. Es gibt nämlich in unserem Falle mehrere Unterarten der Kapazität, die von sehr verschiedener Größenordnung sind.

Zunächst speichert jeder Leiter zugeführte Elektrizität auf seiner Oberfläche auf, er hat Kapazität gegen seine Umgebung, die im allgemeinen mit der Erde in leitender Verbindung stehen wird. Gewissermaßen ist die Oberfläche die eine Belegung eines Kondensators, die Erde mit den andern Leitern die andere, die Luft das Dielektrikum. Daher die Bezeichnung „Erdkapazität“. Die Erdkapazität des Gesamtkörpers ist bisher nur selten gemessen worden⁵⁾; sie betrug, wenn der Mensch sich auf einem Isolierschemel befand, 45 cm⁶⁾ (HEYDWEILLER)

¹⁾ HERMANN, L.: Zitiert auf S. 683, Anm. 9. ²⁾ Siehe S. 679, Anm. 8 und 9.

³⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 389. 1912. Dort auch Angaben über die Froschhaut.

⁴⁾ Siehe A. STROHL: a. a. O. S. 663 und mehrere Arbeiten im Journ. de physiol. et de pathol. gén. Noch besser würden sich zu dieser Berechnung die Versuche von S. HOZAWA: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 111. 1928 eignen.

⁵⁾ HEYDWEILLER, A.: a. a. O. S. 683. — METZ, G. DE: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 4, S. 33. 1922.

⁶⁾ Unterschiede dieser Größenordnung sind je nach den Versuchsbedingungen zu erwarten. Denn die Erdkapazität hängt von der Entfernung der nächsten geerdeten Leiter ab. Bei einer Kugel mit unendlich fern gedachter Umgebung ist sie im elektrostatischen Maß (900000 cm = 1 Mikrofara) gleich dem Radius r ; ist aber die andere Belegung (Erdboden, Wände) a cm entfernt, so tritt der Faktor $1/(1 - r/a)$ hinzu.

bzw. 76—242 cm [DE METZ¹⁾]. Eine Rolle spielen wird die Erdkapazität, da sie sehr klein und dem OHMSchen Widerstand parallel geschaltet²⁾ zu denken ist, nur bei frequenten Wechselströmen³⁾, da allerdings aber oft auch die ausschlaggebende⁴⁾.

Während die *Erdkapazität* nur dann in Erscheinung tritt, wenn mindestens die eine Elektrode (unmittelbar oder kapazitiv) mit der Erde in Verbindung steht, macht sich die *dielektrische Kapazität* immer dann geltend, wenn ein schlechter Leiter zwischen zwei gut leitenden Elektrodenflächen liegt. Man sollte meinen, daß besonders der menschliche Körper wegen der schlechtleitenden Hornschichten der Epidermis aus diesem Grunde merkliche Kapazität besitze. Wenn die Elektroden *EE* an ihn angelegt werden (Abb. 141 a), so hat man folgende

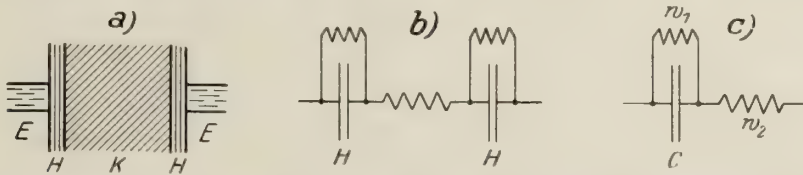


Abb. 141. Schemata des von der Haut bedeckten tierischen Körpers. *E* Elektroden, *H* Haut, *K* Körperinneres, w_1 und w_2 Widerstände, *C* Kondensator.

Reihenfolge: guter Leiter (Elektrode), schlechter Leiter (Haut), guter Leiter (Körperinneres), schlechter Leiter (Haut), guter Leiter (Elektrode). Darin kann man der Haut die Rolle eines Dielektrikums zuschreiben, dessen Belege die Elektroden bzw. das Körperinnere sind, man hat also zwei in Serie geschaltete Kondensatoren. Diese leiten aber auch in ansehnlichem Betrage den Gleichstrom, haben also schlechte Isolation, welchem Umstande man im Schema durch parallel geschaltete Widerstände Rechnung tragen kann. Wir hätten es also mit dem in Abb. 141 b skizzierten System zu tun; da es aus zwei symmetrischen Teilen besteht, genügt es, das Schema Abb. 141 c (die Hälfte davon) zu betrachten, das schon oben erwähnt worden ist [S. 671 unter b)].

Berechnet man nun aus der Dicke der Epidermis die Kapazität, die man beim menschlichen Körper finden müßte, und vergleicht sie mit den tatsächlichen Werten, so findet man gar keine Übereinstimmung; die experimentell gefundenen Werte sind etwa hundertfach größer als die errechneten⁵⁾. Wenn

¹⁾ Siehe S. 684, Anm. 5.

²⁾ Es darf wohl darauf hingewiesen werden, daß Parallelkapazitäten sich desto weniger geltend machen, je kleiner sie sind, Serienkapazitäten aber (als welche Polarisationskapazitäten gewöhnlich aufgefaßt werden) desto weniger, je größer. Wird also z. B. irgendeine Angabe über Widerstand und Kapazität der Haut gemacht, so ist festzulegen, ob Parallel- oder Serienkapazität gemeint sein soll. Umrechnungsformel: Ist N die Sekundenfrequenz, W der OHMSche Widerstand, c die Parallel-, C die Serienkapazität, wird $4\pi^2 N^2 c C = 1$.

³⁾ Praktisch etwa von einigen 1000 Hertz aufwärts. Bei Hochfrequenz spielt sie die überwiegende Rolle (s. K. W. WAGNER: Elektrotechn. Zeitschr. 1911, S. 1001. — K. W. WAGNER u. A. W. WERTHEIMER: Physik, Zeitschr. Bd. 13, S. 386. 1912. — K. KÜPFMÜLLER: El. Nachrichtentechnik Bd. 2, S. 263. 1925). Messung mit Hochfrequenz an Tieren und Pflanzen, die nicht auf die Erdkapazitäten der Objekte (und der Meßanordnung) Rücksicht nehmen, sind sehr kritisch zu beurteilen.

⁴⁾ So bei J. K. A. WERTHEIM SALOMONSON (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 85, S. 550. 1901), vielleicht auch bei den Versuchen von ALT und SCHMIDT, WILDERMUTH u. a. (zitiert auf S. 680, Anm. 4). Der Wechselstrom fließt dann, auch ohne leitende Verbindung, vom Objekt unmittelbar in die Erde, wodurch die Angaben der Meßinstrumente gefälscht werden. Auch bei der klinischen Diathermie können unter günstigen Verhältnissen wesentliche Unterschiede zwischen den abgelesenen und den wirksamen Stromstärken bestehen. (Es ist bisher kaum berücksichtigt, daß Diathermieströme nicht nach Ampere, sondern nach Watt bemessen werden sollten.)

⁵⁾ Siehe M. GILDEMEISTER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 101. 1922.

man nicht annehmen will, daß die isolierende Schicht viel dünner ist als die anatomische Messung lehrt, wird man nach anderen Ursachen für die physiologischen Kapazitäten suchen; es ist schon oben ausgeführt worden, daß der Vergleich mit einer Polarisationszelle naheliegt. Man wird also an die sog. Polarisationskapazität denken; weitere Beweise für eine solche Auffassung werden noch weiter unten zur Sprache kommen.

Es spricht also viel dafür, daß die Kapazität der Organismen überwiegend durch elektrolytische („galvanische“) Polarisation bedingt ist. Allerdings wird das von manchen Autoren noch bezweifelt, jedoch sind die Widersprüche zwischen den verschiedenen Auffassungen nicht so groß, wie es zunächst erscheinen könnte.

Physiologische Angaben über Kapazität. In Unkenntnis der Tatsache, daß die an Organismen zu beobachtende Kapazität in hohem Maße von den Versuchsbedingungen abhängt, haben die älteren Autoren oft nur unzureichende Angaben über ihre Bedingungen gemacht. Vor allem fehlt häufig die Größenangabe der Ableitungselektroden (die Kapazität ist ziemlich genau der Elektrodengröße parallel, so daß sie hier am besten pro Flächeneinheit angegeben wird). Zuerst hat wohl DUBOIS¹⁾ die Anfangszacke eines Gleichstromes²⁾ bei der Durchströmung eines Menschen durch Kapazität gedeutet, er gibt unter seinen besonderen Bedingungen ihren Betrag zu $0,165 \mu F$ an. Weitere Daten, zum Teil auf sehr unübersichtlichen Wegen berechnet und deshalb nur von historischer Bedeutung, stammen von HOORWEG und ZANIETOWSKI³⁾. Gut definiert und reproduzierbar werden die Messungen erst, wenn man nach dem Vorgange von M. WIEN⁴⁾ sinusförmige Wechselströme verwendet⁵⁾. Daß tierische und pflanzliche Teile Kapazität haben, verrät sich dann durch das schlechte Minimum in der KOHLRAUSCHschen Brücke (s. oben S. 672); aus der Größe der zur Verbesserung des Minimums einzuschaltenden Hilfsapparate (Kondensatoren oder Spulen) ist die fragliche Kapazität leicht zu berechnen⁶⁾.

Ausführlichere Angaben liegen bis jetzt erst vor über die Haut des Frosches, verschiedener warmblütiger Laboratoriumstiere und des Menschen; einige kurze Mitteilungen über Kapazität innerer Organe. Es wurde folgendes gefunden.

a) Abhängigkeit von der Meßfrequenz. In allen bisher untersuchten Fällen nahm die Kapazität mit steigender Frequenz stark ab⁷⁾; sie verläuft also symmetrisch dem Wirkwiderstand. Dem Gesetz der Abnahme hat man deshalb Beachtung zu schenken, weil man daraus erkennen kann, ob es sich um gemeine dielektrische

¹⁾ DUBOIS: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 126, S. 1790. 1898.

²⁾ Solche Messungen sind sehr bedenklich, da diese Einschaltkurve nur in den ersten hunderttausendstel Sekunden (HOZAWA: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 111. 1928) als Kondensatorladungskurve angesehen werden kann. Wollte man also den Vorgang durch die Ladung eines Kondensators nachbilden, so müßte man einen solchen wählen, dessen Kapazität sich mit der Zeit verändert (wächst). Man kann also aus Gleichstrommessungen wohl die „Anfangskapazität“ ermitteln, aber nicht die Kapazität schlechthin. Deshalb haben auch die ballistisch gewonnenen Werte der Nervenkapazität von L. HERMANN (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 109, S. 95. 1905) nur orientierenden Wert. Auch die Kapazitätsmessungen an Froschnerven von N. CYBULSKI u. W. WEISSGLAS (Bull. de l'acad. des sciences de Cracovie, 11. VI. 1906) genügen strengerem Ansprüchen nicht (Induktionsströme).

³⁾ ZANIETOWSKI, J.: Die Kondensatormethode, Leipzig 1906. Historische Angaben auch im Buche von A. STROHL: a. a. O. S. 663.

⁴⁾ WIEN, M.: Ann. d. Phys. [4] Bd. 58, S. 37. 1896.

⁵⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 84. 1919.

⁶⁾ Über die Bestimmung der Kapazität durch gedämpfte Schwingungen siehe M. GILDEMEISTER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 323. 1922. Bd. 219, S. 82, 1928. — S. HOZAWA: Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 141. 1928.

⁷⁾ Vielleicht nähert sie sich asymptotisch einem Grenzwert.

oder um polarisatorische Kapazität handelt. Einige Beispiele sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Objekt	Autor	Frequenz N	Wirk- widerstand W_N	Kapazität. $W_N - W_\infty$ C			$C \cdot N$
		Hertz	Ohm	μF	Ohm	$2\pi N C \Delta W$	
Froschhaut	GILDEMEISTER ¹⁾	389	108,9	2,75	64,7	0,44	steigt ↓
		769	80,2	2,39	36,0	0,42	
		1175	70,2	2,18	26,0	0,42	
		90000	44,2				
Froschhaut	HOZAWA ²⁾	700	104,6	1,24	83,6	0,44	steigt ↓
		900	89,4	1,19	68,4	0,46	
		1300	74,0	1,10	53,0	0,48	
		1700	66,0	1,02	45,0	0,49	
		2100	61,0	0,95	40,0	0,50	
Menschenhaut	EINTHOVEN und BIJTEL ³⁾	960	1445	0,124	565	0,42	steigt ↓
		3400	1109	0,087	229	0,43	
		6800	1034	0,063	154	0,42	
		(∞)	(880)*				
Menschenhaut	GILDEMEISTER ⁴⁾	365	1320	0,161	1152	0,43	steigt ↓
		791	755	0,127	587	0,39	
		2110	450	0,103	282	0,39	
		100000	168				
Fröschnerv	KRÜGER ⁵⁾	500	50400	0,049			annä- hernd kon- stant
		1000	47000	0,026			
		2000	44200	0,015			
		4000	42100	0,010			
		6700	41200	0,008			
Silberelektroden in konz. Koch- salzlösung	WIEN ⁶⁾	64		56,1	13,1	0,29	steigt ↓
		128		49,7	6,99	0,28	
		256		46,3	3,37	0,25	

* extrapoliert.

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß bei der Haut das Produkt der Überschuß des bei einer gewissen Frequenz N gemessenen Wirkwiderstandes W_N über den Hochfrequenzwiderstand W_∞ mit der Kapazität C und der Frequenz N , aus theoretischen Gründen noch mit dem Faktor 2π versehen, also der Ausdruck $2\pi N C (W_N - W_\infty)$, annähernd konstant ist und zwischen 0,2 und 1 liegt. Das ist sehr bedeutungsvoll für die Theorie der physiologischen Kapazität. Für den Nerven dagegen gilt diese Regel nicht, vielmehr ist im zitierten Versuch das Produkt CN annähernd konstant. Das liegt wahrscheinlich an den unpolarisierbaren Nebenschlüssen dieses Organs⁷⁾.

¹⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 84. 1919.

²⁾ HOZAWA, S.: Journ. of biophys. Bd. 1, S. 185. 1925 (Versuch XII). Der Hochfrequenzwert liegt nicht ganz da, wo man ihn nach der Extrapolation erwarten sollte.

³⁾ EINTHOVEN, W. u. J. BIJTEL: a. a. O. S. 674, Anm. 4 (Versuch 1, S. 463).

⁴⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 89. 1928.

⁵⁾ KRÜGER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 66. 1928. Der Versuch ist schon S. 678 erwähnt. Man kann daraus natürlich nicht die Kapazität der einzelnen Nervenfasern ermitteln.

⁶⁾ WIEN, M.: Annalen d. Phys. (4) Bd. 58, S. 37. 1896. Der Versuch ist einer Tabelle der in der Anm. 4 zitierten Arbeit entnommen.

⁷⁾ Siehe auch H. LULLIES, Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 577. 1927. Nach unveröffentlichten Versuchen desselben Autors, die er mir freundlichst zur Verfügung gestellt hat, ist das Kapazitätsgesetz der Froschhaut und besonders des Muskels bei sehr tiefen und sehr hohen Frequenzen verwickelter, wahrscheinlich infolge der OHmschen und kapazitiven Nebenschlüsse. — Die Kapazität der Leber und Niere nimmt mit steigender Frequenz noch stärker ab, als die Nervenkapazität (G. VON BUD).

Einige kurze Angaben über Organkapazitäten haben auch CRILE, ROWLAND und CRILE¹⁾ gemacht. Es handelt sich dabei aber um Parallelkapazität, die nach S. 685, Anm. 2, in Serienkapazität umzurechnen wäre, wenn sie mit der Tabelle verglichen werden sollte.

b) Veränderungen durch physikalische Faktoren. Starkes Reiben setzt die Kapazität der menschlichen Haut merklich hinauf²⁾, z. T. vielleicht deswegen, weil die Epidermis undicht wird. Durch starke Erwärmung (40–45°) wird sie vergrößert, durch Abkühlung auf 0° vermindert³⁾. Wenn sich infolge Bestrahlung mit ultravioletem Licht ein Erythem entwickelt, scheint sie zu steigen, kurz vor dem Erythem ein wenig zu sinken⁴⁾.

c) Chemische Einflüsse. Zerstörung der obersten Hautschichten durch Calciumsulfid (DIEHL) oder Alkalien [COBET und LUEG⁵⁾] erhöht die Kapazitätswerte stark. Hautreizmittel wirken verschieden: Jodtinktur wirkt auf die menschliche Haut stark und nachhaltig vergrößernd, während Senföl kaum einen Einfluß hat [COBET und LUEG⁵⁾].

Die in den letzten beiden Abschnitten referierten Versuche sind am Menschen gemacht, die über Temperatureinfluß außerdem noch am Hunde.

Besser als an der menschlichen Haut sind chemische Einflüsse an der des Frosches zu erkennen. Erhöhung der Ionenkonzentration in den Elektrodenflüssigkeiten steigert schon aus physikalischen Gründen die Kapazität, jedoch macht sich bei mehrwertigen Kationen noch ein spezifischer kapazitätsvermindernder Faktor geltend, der unter Umständen überwiegen kann⁶⁾.

Von Nichtelektrolyten sind bis jetzt eingehender nur die Narkotica untersucht. Sie alle vermindern (bei Froschhaut und Muskeln) in geringer Konzentration, oder bei kurzer Wirkungsdauer, reversibel die Kapazität (Stadium *B*) manchmal mit einem eben angedeuteten umgekehrten Vorschlage (*A*); hohe Konzentration und lange Dauer verursacht aber irreversible Vergrößerung (*C*). Dem Zustand eben eintretender Narkose entspricht beim Muskel das Stadium *B*⁷⁾. Die Wirkung auf den Froschnerven ist undeutlich (H. LULLIES).

d) Veränderungen an überlebenden und absterbenden Organen. Soweit bisher überhaupt der Einfluß verschiedener Faktoren auf physiologische Kapazitäten studiert worden ist, ist fast immer gefunden worden, daß (bei festgehaltener Frequenz) Wirkwiderstand und Kapazität antibat verlaufen. Da nun der Wirkwiderstand der Haut und der großen Drüsen (Leber, Niere) nach dem Tode des Tieres zuerst wieder steigt, dann fällt, hat die Kapazitätskurve den umgekehrten Gang⁸⁾.

e) Veränderungen durch den Strom. Weil der elektrische Strom von Ionenverschiebungen begleitet ist, also im allgemeinen die an ladbare Flächen angrenzenden Elektrolyte verändert, wird man auch kapazitive Veränderungen erwarten müssen, wenn man Gleichströme durch ein Organ schickt. Über den Sinn derselben läßt sich von vornherein nichts aussagen, da einer Vermehrung

¹⁾ CRILE, C. W., ROWLAND, A. F. u. G. H. CRILE: Americ. journ. of physiol. Bd. 76, S. 216. 1925.

²⁾ LUEG, W.: a. a. O. S. 674.

³⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 86. 1928.

⁴⁾ DIEHL, F.: Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 592. 1927.

⁵⁾ COBET u. LUEG: a. a. O. S. 661. Die Wirkung auf die Froschhaut ist deutlicher (E. SACHS, noch nicht veröffentlicht).

⁶⁾ GILDEMEISTER, M.: Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 2, S. 182. 1920.

⁷⁾ GILDEMEISTER, M.: a. a. O., Anm. 6. — LASNITZKI, A.: Med. Inaug. Diss. Berlin 1920. — HOZAWA, S.: Journ. of biophys. Bd. 1, S. 49. 1924. Ferner unveröffentlichte Versuche von E. SCHMERL (Vorschlag A und Lage des Stadiums B).

⁸⁾ Unveröffentlichte Versuche von Dr. G. VON BUD (Drüsen). Siehe ferner M. GILDEMEISTER: a. a. O. S. 675, Anm. 1 (Tierhaut).

gewisser Ionen, z. B. an einer Seite einer polarisierbaren Membran, bei symmetrischem Aufbau eine gleiche Verminderung an der anderen Seite gegenüberstehen wird. Wahrscheinlich jedoch herrscht keine strenge Symmetrie. So ist es nicht verwunderlich, wenn Veränderungen wechselnden Sinns gefunden sind. und zwar von BELOUSS¹⁾ unter der Anode eines Gleichstroms bei der Haut des Frosches und des lebenden Menschen Verminderung, von KAUFHOLD²⁾ aber an menschlichen Leichen teils Verminderung, teils Vermehrung der Kapazität. Man mißt eben die Gesamtkapazität, die sich durch die Serienschaltung vieler ladbarer Flächen ergibt.

f) **Veränderung infolge der Erregung.** Darüber liegt nur eine Mitteilung von SAKAMOTO³⁾ vor: beim galvanischen Hautreflex des Frosches ist die Hautkapazität anscheinend erhöht. Aus theoretischen Gründen⁴⁾ ist anzunehmen, daß der Satz: Erregung ist von Kapazitätsvergrößerung begleitet, allgemeine Gültigkeit besitzt.

g) **Pathologisches.** Über Hautreizmittel ist schon oben gesprochen worden. Nach LUEG⁵⁾ haben Basedowkranke, entsprechend ihrem verminderten Gleichstromwiderstande, eine auffällig große Hautkapazität, Myxödematöse das Gegenteil. Der Autor macht auch Mitteilungen über verschiedene Hautkrankheiten⁶⁾.

Angaben über die Kapazität der ungereizten menschlichen Haut, gemessen mit kurzen Stromstößen oder hohen Wechselfrequenzen, berechnet auf 1 qcm.

Autor	Zeitschrift	Methode	Körperstelle	μ F/qcm
M. GILDEMEISTER	Elektrotechn. Zeitschr. 1919, Heft 38	Wheatst. Brücke	Nicht angegeben	0,01—0,1
Derselbe	Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 112. 1922	ballistisch	Unterarm	ca 0,05 (roh geschätzt)
W. EINTHOVEN u. J. BIJTEL	Ebenda Bd. 198, S. 439. 1923	Wheatst. Brücke	Unterarm „ Finger „	0,011—0,015 (Frequ. 6800) 0,013—0,019 („ 3400) 0,008—0,010 („ 6800) 0,011—0,013 („ 3400)
H. BALLIN	Ebenda Bd. 213, S. 816. 1926	Kondensator-entladung	Unterarm	0,013
M. GILDEMEISTER	Ebenda Bd. 219, S. 98. 1928	Wheatst. Brücke	Unterarm Hand	0,013—0,025 (Frequ. 2110) 0,013—0,018 (ebenso)
S. HOZAWA	Ebenda S. 132	Anfangszacke d. konst. Stromes	Unterarm	0,018—0,023
Derselbe	Ebenda S. 154	Schwingung.		
M. GILDEMEISTER	Ebenda S. 86	Schwingung.	Verschiedene Körperstellen	0,013—0,050, je nach Körperstelle und Temperatur

¹⁾ BELOUSS, A.: a. a. O. S. 660.

²⁾ KAUFHOLD, R.: a. a. O. S. 666.

³⁾ SAKAMOTO, S.: Journ. of biophys. Bd. 1, S. 121. 1924.

⁴⁾ Siehe dazu die Bemerkungen auf S. 693 und 694. Man hat nach der dort besprochenen Theorie auch in der Nähe der Elektroden eines polarisierten Nerven Kapazitätsveränderungen zu erwarten, deren Sinn sich aus dem Gesagten von selbst ergibt.

⁵⁾ LUEG, W.: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 106, S. 21. 1927. Siehe auch S. 696.

⁶⁾ Da bei konstanter Frequenz die Kapazität umgekehrt proportional der Selbstinduktion einer kompensierenden Spule ist, sind die Versuche von WATERMAN über Geschwülste (S. 680) hier nochmals zu erwähnen.

h) Numerische Werte für normale Menschenhaut. Nach den spärlichen bis jetzt vorliegenden Untersuchungen scheinen sich alle Hautstellen hinsichtlich der Kapazität ziemlich gleichartig zu verhalten, nur die Handflächen scheinen, entsprechend ihrer sonstigen elektrophysiologischen Sonderstellung (stark ausgeprägter galvanischer Hautreflex; Widerstandsfähigkeit starken Gleichströmen gegenüber), merklich kleinere Werte aufzuweisen. Die Kapazität für Frequenzen von einigen tausend Hertz beträgt, auf den Quadratcentimeter berechnet, etwa $0,01-0,03 \mu F$ (siehe die Tabelle S. 689). Das erscheint klein im Vergleich zur metallischen Polarisationskapazität; siehe darüber S. 692.

D. Theorien der Gegenkräfte und der Kapazität.

Es handelt sich hier, wie schon mehrfach erwähnt, zunächst um die Streitfrage, ob wir es mit Ladungen gewöhnlicher Kondensatoren oder mit Polarisation im elektrochemischen Sinn zu tun haben. Eigentlich ist es nur ein Streit um Worte, denn formal hat auch die Polarisation eine kondensatorische Komponente.

Der wahre Sinn der Frage ist der: verlaufen die Vorgänge quantitativ nach den Gesetzen, die für Leiter gelten, die aus Kondensatoren und OHMSchen Widerständen aufgebaut sind, oder nach denjenigen, die bei metallischen Elektroden gefunden sind? Eigentlich sollte man zum Vergleich nicht metallische Polarisationszellen heranziehen, sondern metallfreie, etwa solche, die nach NERNST-RIESENFELD¹⁾ aus zwei unmischbaren Lösungsmitteln mit gemeinsamem Elektrolyten, oder nach BETHE-TOROPOFF²⁾ aus porösen Membranen aufgebaut sind, oder halbdurchlässige Wände nach OSTWALD³⁾ (Ferrocyankupfermembranen), LAPICQUE⁴⁾ (Schweinsblase + Calciumphosphat) oder MICHAELIS und FUJITA⁵⁾ (Kollodiummembranen). Jedoch ist über all diese Systeme noch zu wenig bekannt, so daß man sich vorläufig mit den metallischen Modellen behelfen muß. Und auch diese zeigen bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit den tierischen Geweben. Wir folgen hier den Darlegungen F. KRÜGERS⁶⁾.

Dieser Forscher unterscheidet bei der metallischen Polarisation drei Arten von Kapazität: a) Diejenige, die herrührt von der Anstauung der vom Strom an die Elektrode herantransportierten Ionen; da der Grad der Anstauung wesentlich vom Betrage der gegenwirkenden Diffusion abhängt, heißt sie die *Diffusionskapazität*. b) Diejenige, die von der Ladung und Entladung von elektrischen *Doppelschichten* herrührt. c) Schließlich eine dritte Art, beruhend auf dem Nachhinken der elektrolytischen *Dissoziation* gegenüber den durch den Strom gesetzten Konzentrationsveränderungen⁷⁾.

¹⁾ NERNST, W. u. E. H. RIESENFELD: Ann. d. Phys. (4) Bd. 8, S. 600. 1902.

²⁾ BETHE, A. u. TH. TOROPOFF: Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 88, S. 685. 1914; Bd. 89, S. 597. 1915. — BETHE, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 147. 1916.

³⁾ OSTWALD, WL.: Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 6, S. 71. 1890.

⁴⁾ LAPICQUE, L.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 63, S. 37. 1907. — Journ. de physiol. et de pathol. gén. 1907, S. 620. Hierin wichtige Betrachtungen und Versuche über die Ableitung von quantitativen Reizgesetzen, wenn man die tierischen Organe als aufladbare Kondensatoren mit schlechter Isolation betrachtet. (Weitere Versuche über Ladung des Körpers und Reizgesetz bei A. STROHL u. JODKA: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 91, S. 258. 1924.)

⁵⁾ MICHAELIS, L. u. FUJITA: Biochem. Zeitschr. Bd. 161, S. 47. 1925 und folgende Bände.

⁶⁾ KRÜGER, F.: Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 45, S. 1. 1903.

⁷⁾ Von der Polarisation durch Abscheidungen (z. B. Gase) können wir hier absehen, weil tiefgreifende Zersetzungen bisher an biologischen Grenzflächen nicht beobachtet sind. Sie sind auch nicht zu erwarten, denn es fehlt die metallische Leitung, die das Elektron des Ions wegführt. Aus demselben Grunde ist auch ein Grenzwert der Spannung, oberhalb dessen sprungweise neue Verhältnisse eintreten (Zersetzungsspannung), sehr unwahrscheinlich.

Da die Doppelschichten sich formal genau so verhalten wie ein gewöhnlicher Kondensator, verliert die Streitfrage: elektrostatische oder Polarisationskapazität? jeden Sinn; die Polarisation hat eben eine Komponente, die dem Gesetz der elektrost. Kap. folgt.

Es ist nur der Unterschied, daß das Dielektrikum eines gewöhnlichen Kondensators aus einem festen Stoff, das einer Doppelschicht aber entweder aus Wasser, evtl. mit einem darin gelösten Nichtelektrolyten (Narkoticum!), oder nach HELMHOLTZscher Auffassung aus dem Nichts besteht, in dem die Ionen so nahe zusammentreten, wie es ihnen nach dem Bau des Moleküls möglich ist. NERNST¹⁾ nennt diese Art der Polarisationskapazität geradezu die elektrostatische, und in diesem Sinne können auch die Anhänger der zweiten Theorie zugeben, daß in der Organismenwelt die elektrostatische Kapazität eine wesentliche Rolle spielt.

Es läßt sich aus der Frequenzabhängigkeit der Kapazität und des Widerstandes beweisen, daß die Haut des Frosches und des Menschen sich wie eine metallische Elektrode verhält, die Diffusions- und Doppelschichtenkapazität besitzt, und anders als ein Kondensatormodell mit schlechter Isolation²⁾. Die Einzelheiten der Beweisführung müssen hier aus Raumangel übergangen werden³⁾. Bei höheren Frequenzen tritt an der menschlichen Haut, soweit bis jetzt untersucht, die Doppelschichtenkapazität stark gegenüber der Diffusionskapazität in den Vordergrund. Einige Beobachtungen bei Hautschädigungen sprechen auch für die Existenz von Dissoziationskapazität (S. 107 der in Anm. 3 zitierten Arbeit von 1928), was besagen würde, daß an der Stromleitung durch die Haut wenig dissoziierte, also wohl hochmolekulare Elektrolyte beteiligt sind.

Es macht weniger Schwierigkeiten, sich die Veränderungen der Kapazität (infolge chemischer Einwirkungen oder der Nervenerregung) durch Wechselwirkung zwischen Ionen und Grenzflächen, als durch Beeinflussung eines toten Dielektrikums bedingt vorzustellen.

Nun ist noch die Frage zu erörtern, durch welche Vorgänge an den Grenzflächen bei der Durchströmung die Potentialsprünge, die die Polarisation ausmachen, erzeugt oder verändert werden. Damit kommen wir auf das Problem der biologischen Potentiale, das an anderen Stellen dieses Handbuchs ausführlich besprochen wird, weshalb wir hier von einer Erörterung absehen können. Da auch absterbende und auf 69° erhitzte Gewebe⁴⁾ noch polarisierbar sind, wird man zunächst nicht an Lebensprozesse, sondern an einfache physikochemische Vorgänge denken, die an die Struktur gebunden sind. Wie BETHE⁵⁾ betont, kommt es in erster Linie auf einen Sprung in den Überföhrungszahlen der Ionen an, und ein solcher kann durch sehr verschiedene Strukturen bedingt sein; er ist z. B. bei allen auf S. 690 angeführten Modellen vorhanden. Welchem man den

¹⁾ NERNST, W.: Theoret. Chemie, 8. bis 10. Aufl., Elektrochemie III.

²⁾ Die Einwände von EINTHOVEN und BIJTEL (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 198, S. 439. 1923) gegen die Polarisationstheorie gehen von der unzutreffenden Annahme aus, daß diejenigen Ladungen, die sich auf einer Elektrode unmittelbar nach Abtrennung von einer Stromquelle finden, nicht polarisatorischer Natur sind. Ferner benutzen diese Autoren unzumeknmäßigerweise als Vergleichsmodell eine Platinzelle und registrieren Stromverläufe mit einem Saitengalvanometer, das nach den HOZAWAschen Befunden für diesen Zweck viel zu träge ist. Siehe Abb. 138, S. 663.

³⁾ Siehe M. GILDEMEISTER: Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 84. 1919 u. Bd. 219, S. 89. 1928. Es spielt dabei der Zahlenwert und die Konstanz des Produktes $2\pi NC(W_y - W_\infty)$ (S. 687) eine Rolle; diese Konstanz ist nach M. WIEN (a. a. O. S. 687) typisch für Polarisation. Die tierische Haut steht etwa in der Mitte zwischen unangreifbaren und „umkehrbaren“ Elektroden. (Siehe die Tabelle S. 102 der zitierten Arbeit von 1928: blankes Platin + Schwefelsäure einerseits, Silber + Silbernitrat andererseits.)

⁴⁾ Siehe S. 675.

⁵⁾ BETHE, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 147. 1916.

Vorzug zu geben hat, wird von weiteren Versuchen (z. B. über maximale Gegenspannung, Frequenzabhängigkeit von Wirkwiderstand und Kapazität, Beeinflußbarkeit durch die auf S. 686 bis 688 aufgezählten Faktoren u. dgl.) abhängen¹⁾.

Es ist jedenfalls schon ein Fortschritt, daß die sekundär-elektromotorischen Erscheinungen in der Biologie auf eine Wechselwirkung zwischen Elektrolyten und Grenzflächen zurückgeführt sind²⁾. So bekommt z. B. die anfängliche Verkleinerung der Kapazität durch Narkotica (siehe S. 688) einen anschaulichen Sinn: die Moleküle des (nicht oder schlecht leitenden) Narkoticums besetzen Stellen in der Nähe der Grenzflächen, die vorher von Ionen innegehabt worden waren, zumal wenn es oberflächenaktiv ist (Haftdrucktheorie!). Dadurch wird der Elektrolyt verdünnt, was nach GOUY³⁾ zu einer Verdickung der Doppelschicht führt. Denkt man sich diese vorher wässrig, so ist sie jetzt wegen der Beimischung des Narkoticums aus einem Medium mit kleinerer Dielektrizitätskonstante aufgebaut, was gleichfalls die Kapazität verkleinert. Dadurch wird auch die Diffusion behindert. All dieses wirkt zusammen in dem Sinne, daß der Stoffaustausch durch die Grenzfläche erschwert wird, und deshalb kann man hier die Verkleinerung der Kapazität als Maß der verminderten Permeabilität ansehen⁴⁾. Die schließliche irreversible Vergrößerung der Kapazität kann als Schädigung der Grenzfläche, etwa durch Lösung abdichtenden Materials durch das Narkoticum, angesehen werden. Die von SCHMERL gefundene initiale Kapazitätsvergrößerung (s. S. 688) wird als ein Erregungsphänomen gedeutet, anknüpfend an die Erfahrung, daß bei Haut und Nerv während der Erregung der Gleichstromwiderstand sinkt, also in unserem Sinne die Fähigkeit des Organs, Gegenkräfte zu bilden, herabgesetzt ist.

Die Frage, ob und welche Kolloidprozesse bei der Ladbarkeit der Organe und ihrer Veränderung beteiligt sind, muß mangels irgendwelcher Erfahrungen hier offengelassen werden.

Die in der Tabelle S. 689 angegebenen Werte der physiologischen Kapazität erscheinen sehr klein, wenn man sie mit den entsprechenden Metallwerten vergleicht, die mindestens $8 \mu F/qcm$ betragen⁵⁾. Aber wenn man berücksichtigt, daß wahrscheinlich sehr viele aufladbare Flächen in der Haut hintereinandergeschaltet sind⁶⁾, mindestens doppelt so viel als lebende Zellagen vorhanden sind (weil ja Vorder- und Rückwand der Zelle in Betracht kommen), vielleicht auch noch viel mehr (wegen der Innenstruktur), und daß wohl auch noch die Trennungsschichten der verhornten Zellen mitzurechnen sind, so kommen auf die einzelne Fläche Werte, die etwa mit den bei Metallen gefundenen Zahlen übereinstimmen. Da bei Hintereinanderschaltung sich die Gesamtladung additiv aus den einzelnen Ladungen zusammensetzt, sind auch die festgestellten Gegenkräfte von 20 Volt (S. 683, Anm. 7) durchaus plausibel.

Die eben kurz referierten Untersuchungen über Polarisationskapazität der Haut und einige weitere haben mit aller Deutlichkeit gezeigt, daß die in der NERNSTschen Theorie⁷⁾ implizite steckende Annahme, tierische Gewebe hätten

¹⁾ Wichtige Modellversuche sind von H. REIN (Zeitschr. f. Biol. Bd. 85, S. 217. 1926) mitgeteilt worden.

²⁾ Der erste Hinweis auf Membranpolarisation ist H. BORUTTAU zu verdanken (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 105, S. 427. 1904).

³⁾ GOUY: Cpt. rend. hebd. des séances de l'acad. des sciences (Paris) Bd. 149, S. 654. 1909. — STERN, O.: Zeitschr. f. Elektrochemie Bd. 30, S. 508. 1924.

⁴⁾ Siehe die Erörterungen S. 694 ff.

⁵⁾ KRÜGER, F.: Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 45, S. 1. 1903.

⁶⁾ GILDEMEISTER, M.: a. a. O. S. 683, Anm. 5.

⁷⁾ NERNST, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 122, S. 275. 1908. Auch A. V. HILL (Journ. of physiol. Bd. 40, S. 224. 1910) und L. LAPICQUE (Journ. de physiol. et de pathol. gén. Bd. 11, S. 1099. 1909) machen dieselbe Annahme.

nur Diffusionskapazität, zu einfach ist. Berücksichtigt man in der Reiztheorie, ohne sonst an ihren Grundlagen etwas zu ändern, auch die sicher vorhandene Doppelschichtkapazität, so erhält man Formeln, die sich den experimentellen Befunden weit besser anschließen als die NERNSTschen. Vorläufig sind wegen der mathematischen Schwierigkeiten noch nicht alle einschlägigen Probleme lösbar¹⁾.

E. Reaktionsänderungen bei Durchströmung.

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen von BETHE und TOROPOFF²⁾ über die Neutralitätsstörung an der Grenze poröser Membranen ist es von Interesse, daß schon E. DU BOIS-REYMOND Ähnliches an der Froschhaut gesehen hat³⁾. Der Sinn der Änderung war derselbe wie beim Modell: die Anode wurde alkalisch, die Kathode sauer. Man könnte das so deuten, als ob die Porenmembran ein besseres Modell für tierische Grenzschichten wäre als die NERNST-RIESENFELDSche Membran, die aus einem zweiten Lösungsmittel besteht. Jedoch fehlt es meines Wissens an Versuchen, auch hier eine Neutralitätsstörung nachzuweisen; nach meiner Meinung läßt die erweiterte Theorie (unter Berücksichtigung der Ionen des Wassers) eine solche erwarten.

F. Über Polarisierbarkeit und Permeabilität.

In der älteren Elektrophysiologie, besonders bei L. HERMANN, spielt der Begriff der Polarisierbarkeit (des Nerven und Muskels) eine große Rolle; es ist nicht ohne weiteres klar, was darunter zu verstehen ist und wie sich dieser Begriff quantitativ definieren läßt.

Man wird zunächst an zwei Elektrodentypen denken, die Platin-Schwefelsäure- und die Zink-Zinksulfatelektrode; die erstere ist stark, die zweite wenig polarisierbar. Das heißt: bei gleicher Leitfähigkeit der Elektrolyte und gleichen Dimensionen (also gleichem Wechselstromwiderstand im Idealfalle) hat die erste Elektrode: einen großen Gleichstromwiderstand, also einen kleinen Reststrom, große elektromotorische Gegenkräfte (die entweder aus dem Reststrom errechnet oder nach Abtrennung der Stromquelle unmittelbar gemessen werden können); kleine Polarisationskapazität; bei der zweiten ist alles umgekehrt. Man könnte also sagen: Polarisierbarkeit kann charakterisiert und gemessen werden durch die Differenz zwischen Gleich- und Wechselstromwiderstand [das ist der HERMANNSche Polarisationsquotient⁴⁾], oder durch die bei gegebener Stromdichte erzeugte Gegenspannung an den Elektroden (die „Polarisation“ im engeren Sinne), oder durch die Kapazität. Gemessen ist von diesen Größen in der Physiologie nur sehr wenig, und der HERMANNSche Satz: die Polarisationskonstante (reziproke Kapazität) der Muskeln und Nerven nimmt durch Erregung und durch Absterben ab⁵⁾, ein Satz, der auch die Behauptung in sich schließt,

¹⁾ GILDEMEISTER, M.: Ber. üb. d. Verh. d. Sächs. Ak. d. Wiss., Math.-phys. Kl. Bd. 79, S. 172. 1927. Auch die angedeutete Erweiterung der Theorie wird schwierig das Problem erschöpfen. Siehe dazu die wichtigen Ausführungen von A. BETHE: a. a. O. S. 691, Anm. 5. Hier sei auch noch kurz auf die Theorie von P. LASAREFF (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 231. 1922 und folgende Bände) hingewiesen, nach der durch den Strom das Verhältnis Kalium:Calcium verschoben wird.

²⁾ BETHE, A. u. TH. TOROPOFF: a. a. O. S. 690.

³⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuch. Bd. 1, S. 379. 1848. — Ebenso T. NIINA: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 332. 1924. Siehe auch H. REIN, Zeitschr. f. Biol. Bd. 84, S. 118. 1926 (Menschenhaut). Ferner A. BETHE: a. a. O. S. 691 (Tradescantia). Vom Nerven wird noch im letzten Kapitel die Rede sein (S. 702).

⁴⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 67. 1887. Er ist identisch mit dem Widerstand W_1 im Schema Abb. 139, S. 668.

⁵⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 33, S. 161. 1884.

daß die Gegenspannungen kleiner werden, ist zwar in seinem ersten Teile (Erregung) wahrscheinlich richtig, aber noch stark hypothetisch, in seinem zweiten (Absterben) sicher nicht allgemein gültig (siehe dazu S. 688, Versuche von G. v. BUD). So sind auch ähnliche Aussagen über die Veränderung der Polarisierbarkeit im Elektrotonus (s. S. 702) als Arbeitshypothesen zu betrachten, die noch des experimentellen Beweises (gleichzeitige Messungen des Gleich- und Wechselstromwiderstandes und der Kapazität, im normalen und modifizierten Zustand) harren. Die einzigen Untersuchungen dieser Art sind die von GILDEMEISTER¹⁾ und SCHWARTZ²⁾ an der auf nervösem Wege erregten Menschen- und Froschhaut, die für die Richtigkeit des HERMANNschen Gedankens sprechen.

Warum sind die beiden oben als Beispiel angeführten Elektrodenarten verschieden stark polarisierbar? Das hat, wie HELMHOLTZ³⁾ gezeigt hat, energetische Gründe: die Platinelektrode muß unterhalb einer gewissen angelegten Spannung den Strom drosseln, weil sonst das Gesetz der Erhaltung der Energie verletzt würde, denn zur Abscheidung von ungeladenen entionisierten elektrolytischen Produkten ist ein gewisser Energiebetrag und deshalb eine Mindestspannung nötig. Dadurch entsteht unterhalb der Zersetzungsspannung eine hohe Gegenkraft, der Gleichstromwiderstand ist groß, die Elektrode ist stark polarisierbar. Bei der umkehrbaren Zink-Zinksulfatelektrode wird aber nur die Konzentration des Elektrolyten an dem einen Pol vermehrt, am anderen vermindert, und der Vorgang hat (im Idealfalle) keine solche energetische Schwelle. Es können sich bei jeder Spannung beträchtliche Restströme entwickeln, d. h. der Gleichstromwiderstand ist wenig erhöht, die Gegenkraft klein, die Polarisationskapazität groß.

Nun kann man von vornherein nichts darüber aussagen, ob sich die tierischen und pflanzlichen Teile mehr nach der Art der unangreifbaren oder der umkehrbaren Elektroden verhalten. Die Messungen sprechen für einen mittleren Typus⁴⁾. Die „mittelstarke Polarisierbarkeit“ ermöglicht die auf S. 688 bis 689 geschilderten Veränderungen nach der einen oder der anderen Richtung hin.

In unserem Falle haben wir es nun nicht mit metallischen Elektroden, sondern mit Grenzflächen zu tun, an denen sich Ladungen ausbilden, bei denen die Anstauung von Ionen die größte Rolle spielt⁵⁾. Nach unserer Definition können wir auch sagen, daß große Polarisierbarkeit sich einerseits in kleiner Kapazität (pro Flächeneinheit), andererseits in geringer Durchlässigkeit für den Gleichstrom kundgibt. Da aber dieser ebenso wie die Diffusion auf Ionenbewegung beruht, liegt es nahe, einen Zusammenhang zwischen der Kapazität und der Möglichkeit der Ionenbewegung durch die Membran, d. h. der Permeabilität, zu statuieren. Man kann im einzelnen den Zusammenhang etwa so aussprechen: welches Modell man auch zum Vergleiche heranzieht, immer wird man sich die polarisatorische Ionenstauung entstanden denken können nach dem Schema, das wir E. WARBURG⁶⁾ und NERNST⁷⁾ verdanken; wegen eines Sprunges in den Überführungszahlen werden die Ionen an der Sprungstelle durch den Strom angehäuft, durch die Diffusion wieder abtransportiert. Im allgemeinen wird die eine der beiden angrenzenden Phasen wässerig sein, mit annähernd gleicher Anionen- und Kationengeschwindigkeit; die Ungleichheit

¹⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 162, S. 489. 1915.

²⁾ SCHWARTZ, A.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27, S. 734. 1913.

³⁾ HELMHOLTZ, H. v.: Wiss. Abh. Bd. 1, S. 823. — Pogg. Ann. Bd. 150, S. 483. 1873.

⁴⁾ In der Stromspannungskurve hat sich kein Knick gezeigt (M. GILDEMEISTER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149, S. 389. 1912).

⁵⁾ Daneben noch die Aufladung von Doppelschichten, s. S. 691.

⁶⁾ WARBURG, E.: Ann. d. Phys. (4) Bd. 67, S. 493. 1899.

⁷⁾ NERNST, W.: a. a. O. S. 692.

der Überführungszahlen wird also daher kommen, daß die eine Ionengattung in der anderen Phase weniger beweglich ist. (Denn der Fall, daß irgendeine Ionenbeweglichkeit in biologischen Medien größer ist als in Wasser, kann wohl für ausgeschlossen gelten.) Das heißt aber, wegen des engen Zusammenhanges zwischen Wanderungsgeschwindigkeit im Spannungsgefälle und Diffusion, nichts anders, als daß die eine Ionengattung schlecht durch die Grenzschicht durchdringt. In Weiterführung dieses Gedankenganges kommt man dann zu der Gleichung: Erhöhung der Polarisierbarkeit = Erschwerung der Abdiffusion = Verminderung der Permeabilität. In diesem Sinne kann man die (leicht zu messenden) Veränderungen der Polarisationskapazität für ein Maß der Änderungen der Permeabilität nehmen¹⁾.

Eine andere Frage ist, ob elektrischer Strom die Permeabilität verändern kann. Sicherlich, sofern er einen Reiz setzt, falls man den Satz gelten läßt, daß Erregung mit Permeabilitätsvermehrung verknüpft ist. Ob die Verminderung des Gleichstromwiderstandes bei kräftig durchströmter Haut und an der Kathode eines elektrotonisierten Nerven ohne weiteres Erregung genannt werden soll oder darf, halte ich für sehr fraglich. Die Bezeichnung „Schädigung“ erscheint mir, wie schon mehrfach betont, angemessener²⁾. Es wird darauf ankommen, ob Modelle etwas Ähnliches zeigen.

Zum Schluß sei noch auf das hiermit verwandte Gebiet der Elektroendosmose und Iontophorese hingewiesen.

G. Über Gegenkräfte und Kapazität als Fehlerquellen in der Elektrophysiologie.

Es ist klar, daß der Verlauf eines dem Körper (oder einem Körperteile) von außen zugeleiteten Stromes, falls seine Kapazität klein und die von ihm entwickelten Gegenkräfte hoch sind, der angelegten Spannung sehr unähnlich sein kann. Dasselbe gilt natürlich für abgeleitete Ströme, deren Quelle im Körper liegt (z. B. Aktionsströme des Herzens oder der Skelettmuskeln). Das erste ist von Bedeutung für die Reizphysiologie und die Elektrodiagnostik, das zweite für die Elektrokardiographie.

In der Reizphysiologie ist früher stillschweigend angenommen worden, daß „konstanter“ (d. h. von einer konstanten Stromquelle gelieferter) Strom praktisch sofort zur vollen Höhe steige und auf dieser ungeändert bis zur Stromöffnung verweile. Das ist auch annähernd richtig, wenn ein freigelegter Muskel durchströmt wird; es ist praktisch noch genügend richtig, wenn man einen isolierten Nerven als Ganzes betrachtet; aber bei percutaner Reizung, besonders mensch-

¹⁾ Gegen diesen Gedankengang kann ein Einwand erhoben werden. Nach den Erfahrungen der Elektrochemiker ist die Polarisationskapazität auch abhängig von der Konzentration der Elektrolyte (ihr symbat); ferner nimmt sie ab, wenn man der Lösung einen Nichtleiter zusetzt, wahrscheinlich wegen der Erschwerung der Diffusion und der Erniedrigung der Dielektrizitätskonstante. Es könnte also Verminderung der Polarisationskapazität auch Verminderung der Ionenkonzentration in der wässrigen Phase (durch Assoziation oder Beimischung eines Nichtleiters) bedeuten, bei unveränderter Permeabilität der Grenzschicht. Dieser Einwand trifft aber alle Methoden zur Messung der Permeabilität, auch die chemischen (Analyse der nach gewisser Zeit durch die Grenzschicht hindurchgewanderten Stoffe). Denn in dem gedachten Fall wird, wie leicht einzusehen, in gegebener Zeit durch die Grenzschicht weniger hindurchwandern, weil diesseits derselben weniger vorhanden ist, d. h. das Konzentrationsgefälle weniger steil ist. Die Kapazitätsmethode ist also nicht schlechter begründet als jede andere; man muß nur bedenken, daß man elektrisch bloß die Summe aller Elektrolyte erfaßt, die an der Grenzfläche einen Sprung der Überführungszahlen erleiden, während der Chemiker jeden Stoff einzeln analysieren kann.

²⁾ Auch unerschwellige Ströme ändern die Permeabilität. WEISS, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 152. 1922; Bd. 196, S. 393. 1922. — SCHEMINSKY, F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 200. 1924. Siehe auch die Erörterungen S. 668 oben.

licher Organe, entsteht die von DUBOIS entdeckte Anfangszacke, auf die es beim Reizerfolg vorwiegend ankommt. Der erste Stromstoß ist um ein Vielfaches höher als die Stromstärke, die nach Sekunden am Meßinstrument abgelesen wird. Die Angaben der Schwellenströme in Milliampere in der klinischen Elektrodagnostik sind deshalb, wenn man die Zacke nicht durch Einschaltung großer Widerstände vermindert, sehr anfechtbar¹⁾.

Auch Kondensatorentladungen verlaufen ganz anders, als wenn der Körper einen festen OHMSchen Widerstand hätte²⁾. Aus diesen Gründen bedürfen alle Versuche, die zur Prüfung elektrischer Reizgesetze am Menschen angestellt sind, einer Nachprüfung, sofern sie nicht die Auffindung *empirischer* Gesetze zum Ziel haben.

Der Nerv als Ganzes verzerrt den Stromverlauf so wenig, daß man davon absehen kann (BALLIN). Ob aber die für den Reizerfolg nach der herrschenden Anschauung allein maßgebenden Stromkomponenten, die die Grenze zwischen Kern und Hülle durchsetzen, nicht auch eine merkliche Anfangszacke zeigen, ist eine schon von HERMANN aufgeworfene Frage³⁾.

Auf einen anderen Punkt ist noch hinzuweisen: Wegen der Hautkapazität müssen die Aktionsströme des Herzens notwendig eine Verzerrung erleiden, die desto größer ist, je kleiner diese Kapazität und je abgerundeter der elektrische Vorgang. LUEG⁴⁾ hat bewiesen, daß angebliche Veränderung des Ekg bei Myxödematösen zu einem erheblichen Teil auf Verkleinerung des Hautkondensators beruht; wie zu erwarten, wird die runde *T*-Zacke am stärksten entstellt. Will man das Ekg möglichst treu registrieren, so wird man die oben als kapazitätssteigernd angegebenen Mittel anwenden: große Elektroden, Wärme, Reiben der Haut, konzentrierte Elektrolyte. Daneben spielt die Polarisationskapazität der Elektroden, die erfahrungsgemäß mindestens 20 μ F pro qcm, gewöhnlich aber viel mehr beträgt, keine wesentliche Rolle; es ist also ziemlich gleichgültig, ob man „unpolarisierbare“ oder „polarisierbare“ Elektroden benutzt, sofern sie nur gleichartig sind und bleiben⁵⁾.

Anhang.

Der FLEISCHL-Effekt.

Im Jahre 1878 fand der Wiener Physiologe VON FLEISCHL⁶⁾ folgende Tatsache: Wenn man einen Nerven und ein Galvanometer in den sekundären Kreis

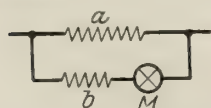


Abb. 142. Schaltungsdiagramm nach LAPICQUE und BOURGIGNON zur Milderung der Inkonsistenz des Reizstromes. *a* und *b* sind große Widerstände (10 000 bzw. 6000–11 000 Ohm); \otimes ist der zu durchströmende Mensch⁷⁾.

¹⁾ Siehe S. 663, Anm. 2. Nach den dort angeführten Arbeiten werden die Fehler vermindert durch Einschaltung großer Widerstände oder Spulen (siehe besonders A. STROHL u. A. DOGNON: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 86, S. 381. 1922). Brauchbare Versuchsanordnungen sind auch von G. BOURGIGNON: La chronaxie chez l'homme. Paris 1923. Masson; und L. LAPICQUE: L'excitabilité en fonction du temps. Paris 1926) beschrieben worden.

²⁾ BALLIN, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 213, S. 816. 1926.

³⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 1. 1887. Siehe dazu S. 679 und S. 701.

⁴⁾ LUEG, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 212, S. 649. 1926. — Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 104, S. 337. 1926. — Dtsch. med. Wochenschr. 1927, S. 319.

⁵⁾ GILDEMEISTER, M.: Zeitschr. f. biol. Techn. u. Meth. Bd. 3, S. 28. 1913. — Siehe auch SCHELLONG, F.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 50, S. 488. 1926. Die Bedenken gegen Nadelelektroden dürften zu weitgehend sein.

⁶⁾ FLEISCHL, E. VON: Wien. Sitz.-Ber. 3. Abt., Bd. 77, 9. Mai 1878. Ges. Abh. 1893, S. 290.

⁷⁾ Vor die gezeichnete Anordnung wird noch ein Widerstand von 4000 Ohm geschaltet.

eines Induktoriums einschaltet und den WAGNERSchen Hammer spielen läßt, so zeigt das Galvanometer einen Dauerausschlag im Sinne der Öffnungsschläge, während es bei Ersatz des Nerven durch einen Rheostaten zwar im Tempo des Hammergehanges zittert, aber im Mittel auf Null stehen bleibt. Das Phänomen fehlt, wenn die Nervenstruktur ganz zerstört wird, und wenn der Verlauf der beiden Induktionsströme (z. B. durch die HELMHOLTZsche Einrichtung) gleichartig gemacht wird. Verwendet man Einzelschläge, so schlägt das Galvanometer bei der Öffnung weiter aus als bei der Schließung. Es zeigt sich außer beim Nerven auch noch am Muskel, an der Leber, Niere und besonders stark an der Haut¹⁾, ferner an Pflanzen²⁾, und auch hier vorwiegend an der Außenschicht. Zahlreiche Einzelheiten müssen hier übergangen werden³⁾.

Die Erörterungen über die Ursachen dieser Erscheinung haben noch nicht zur vollständigen Klärung geführt; nur soviel läßt sich sagen, daß es sich um

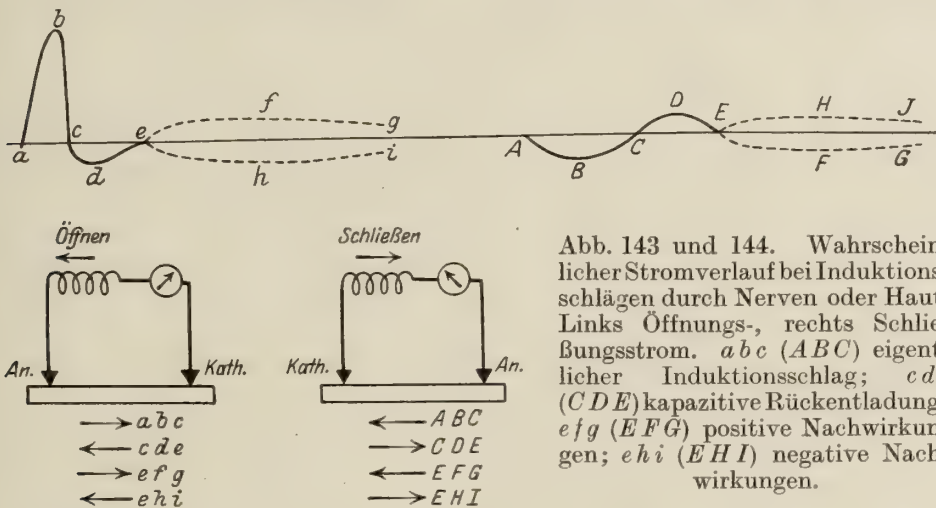


Abb. 143 und 144. Wahrscheinlicher Stromverlauf bei Induktionsschlägen durch Nerven oder Haut. Links Öffnungs-, rechts Schließungsstrom. abc (ABC) eigentlicher Induktionsschlag; cde (CDE) kapazitive Rückentladung; efg ($EF\bar{G}$) positive Nachwirkungen; ehi (EHI) negative Nachwirkungen.

mindestens drei verschiedene superponierte Phänomene handelt, und der Streit dreht sich eigentlich nur darum, welches der drei im besonderen Fall am meisten hervortritt.

Die FLEISCHLSche Versuchsanordnung ist recht undurchsichtig deswegen, weil das Galvanometer nach abgelaufenem Induktionsschlag noch mit den Elektroden in Verbindung bleibt, so daß sich nachträgliche Potentialdifferenzen noch geltend machen können. Wie man aus den im vorigen Kapitel referierten Erfahrungen über Ladbarkeit der Organe mit einiger Sicherheit schließen kann, werden die Richtung und der Verlauf der Induktionsschläge und ihrer Nachwirkungen im FLEISCHLSchen Fall sich etwa so gestalten, wie die Abb. 143 und 144 angeben⁴⁾: beim Öffnungsinduktionsschlag fließt zuerst eine gewisse Elektrizitätsmenge, dargestellt durch die Fläche abc , durch Organ und Galvanometer. Nach vollendeter Ladung des Organs gibt dieses die Elektrizitätsmenge cde wieder zurück. Sind die kapazitiv-polarisatorischen Vorgänge abgelaufen, so sind wahr-

¹⁾ GÄRTNER, G.: a. a. O. S. 660, Anm. 5.

²⁾ CREMER, M.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 45, S. 298. 1904. — STERN, K.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 479. 1922. — EBBECKE, U. u. G. HECHT: a. a. O. S. 676, Anm. 2.

³⁾ Siehe L. HERMANN: Handb. d. Physiol. Bd. 2, S. 167. 1879. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 19, S. 416. 1879. Jahresber. d. Physiol. Bd. 18, S. 19. 1889. — CREMER, M.: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. IV, S. 919. 1909. Zeitschr. f. Biol. Bd. 45, S. 298 u. 511. 1904; Bd. 46, S. 77. 1905. — HOORWEG, J. L.: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 52, S. 546. 1894. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 99, S. 619. 1903.

⁴⁾ Siehe dazu A. D. WALLER: Proc. physiol. soc. XI, Journ. of physiol. Bd. 23. 1898.

scheinlich verhältnismäßig lange dauernde Potentialdifferenzen zwischen den Ableitungsstellen vorhanden, die Erregungsphänomenen (ausgelösten Stoffwechselvorgängen) ihren Ursprung verdanken. So ist, bei genügender Intensität der Reizung, eine positive Phase *efg* zu erwarten, hervorgerufen erstens durch die postanodische Negativität der abgeleiteten Stelle *An*; zweitens (beim Nerven) dadurch, daß die von *Kath* zu *An* laufende Negativitätswelle größer wird, woraus gleichfalls vermehrte Negativität von *An* resultiert. Dazu kommen vielleicht noch Flammströme u. dgl., über deren Gesamtvorzeichen ohne besondere Versuche nichts auszusagen ist; sie sind in der Zeichnung negativ angenommen worden¹⁾. Entsprechend, nur mit umgekehrtem Vorzeichen²⁾, ist es beim Schließungsinduktionsschlag. Die FLEISCHLSche Beobachtung besagt, daß der Betrag $(abc + efg) - (cde + ehi)$ größer ist als $(ABC + EFG) - (CDE + EHI)$.

Die verschiedenen Theorien können an Hand des Schemas so dargestellt werden: die polarisatorische, zuerst von E. DU BOIS-REYMOND bei der Besprechung der Versuche von WEBER³⁾ geäußert, ist von FLEISCHL selbst verfochten worden; sie besagt, daß $(abc - cde)$ größer ist als $(ABC - CDE)$, und zwar deshalb, weil *cde* kleiner ist als *CDE* (in Worten: die Polarisation durch den Öffnungsstrom ist schwächer als die durch den Schließungsschlag). Dabei wird dann, wenn ich recht verstehe, stillschweigend die Gleichheit von *abc* und *ABC* angenommen⁴⁾. Die nachfolgenden Kurventeile sind nach dieser Theorie entweder verschwindend klein oder für Öffnungsstrom und Schließungsschlag gleich und heben sich heraus. Die Theorie ist nicht anwendbar auf Systeme ohne merkliche Kapazität.

Die HERMANNsche Inkrementtheorie⁵⁾ erklärt *efg* für größer als *EFG*, weil der Öffnungsstrom stärker errege als sein Gegenspieler. Für die Fälle, wo es keinen von einer Elektrode zur anderen laufenden Aktionsstrom gibt (Haut), kann sie nicht gelten.

Die CREMERSche Thermotheorie⁶⁾, die hauptsächlich für den Nerven und frequente Durchströmung aufgestellt ist, legt den Hauptwert auf den Überschuß des Areal *abc* über *ABC*. CREMER macht darauf aufmerksam und belegt diesen Gedanken durch überzeugende Versuche, daß der Öffnungsinduktionsstrom den Leiter stärker erwärmt und daß dadurch der OHMSche Widerstand sinkt⁷⁾. Es handelt sich im besonderen Fall nur um die Frage, ob dieser Faktor den anderen gegenüber in die Wagschale fällt.

Man hat also die thermische, die polarisatorische und die Erregungskomponente zu unterscheiden, wobei die postanodische Negativität und die WALLERschen Flammströme zu den Erregungsphänomenen gerechnet werden. Ich möchte meinen, daß bei der Haut [und beim Kernleitermodell, das auch Fleischleffekt zeigt⁸⁾] die polarisatorische Komponente die anderen überwiegt, d. h.

¹⁾ Ausführliche Erörterungen darüber finden sich bei A. D. WALLER: Die Kennzeichen des Lebens. S. 172. Berlin 1905.

²⁾ Wobei natürlich, falls der Schlag unter der Reizschwelle liegt, auch die Erregungspotentiale fehlen können.

³⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Unters. üb. tier. Elektr. Bd. II/2, S. 199.

⁴⁾ Man könnte aus den Worten DU BOIS' auch herauslesen, daß er *abc* für größer hält als *ABC*.

⁵⁾ HERMANN, L.: Handbuch der Physiol. Bd. 2, S. 167.

⁶⁾ CREMER, M.: a. a. O. S. 697, Anm. 3.

⁷⁾ Die Widerstandstheorie stammt von G. GÄRTNER: a. a. O. S. 660, Anm. 5.

⁸⁾ BORUTTAU, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58, S. 62. 1894. — HOORWEG, J. L.: ebenda Bd. 71, S. 155. 1898. Auch an metallischen Polarisationszellen ist es lange bekannt; siehe z. B. F. STREINTZ: Wied. Ann. Bd. 57, S. 724. 1896. — WIEN, M.: ebenda Bd. 58, S. 61. 1896.

daß wegen der Eigentümlichkeiten der Polarisation bei Tieren und Pflanzen $abc - cde$ größer ist, also $ABC - CDE$, während die Reste sich etwa aufheben. Darüber hinaus kann man nach den Versuchen von STROHL¹⁾ und HOZAWA²⁾ noch aussagen, daß abc größer ist als ABC (wie es auch die Wärmetheorie fordert, aber aus anderen Gründen) und cde kleiner als CDE . Denn aus den eben genannten Versuchen geht hervor, daß ein Gewebe bei stärkerer Aufladung durchlässiger für Elektrizität wird, daher abc größer als ABC . Das hat aber weiter zur Folge, daß sich nach Beendigung der Ladung mehr davon im Innern des Gewebes zerstreut und weniger nach außen ableiten läßt: also ist cde kleiner als CDE . Wie weit die späteren Phasen noch in positivem oder negativem Sinne die Verhältnisse beeinflussen, müssen rheotomische Versuche lehren.

Die vorgetragene Auffassung findet eine Stütze durch den Befund, daß der Fleischleffekt weniger deutlich ist einerseits bei schwachen Strömen, bei denen die Aufladung durch den Öffnungsstrom noch nicht zur Vermehrung der Durchlässigkeit ausreicht, andererseits bei jeder Schädigung, z. B. durch Reiben, oder bei Vorbehandlung mit starken Strömen, oder Benetzung mit Lauge³⁾, wobei die Durchlässigkeit so gesteigert wird, daß sie sich auch bei den Schließungsströmen geltend macht. Andererseits ist er an der widerstandsfähigen *Vola manus* wenig ausgeprägt (GÄRTNER).

Über eine mehr formale Deutung des FLEISCHL-Effektes siehe M. GILDEMEISTER und J. SCHÜCKRI: Biochem. Zeitschr. Bd. 96, S. 241. 1919.

Drittes Kapitel.

Der Elektrotonus.

Mit Elektrotonus bezeichnet man seit E. DU BOIS-REYMOND⁴⁾ und PFLÜGER⁵⁾ zwei verschiedene Erscheinungskomplexe, deren Verwandtschaft ohne weiteres nicht ersichtlich ist. Legt man (Abb. 145) an einen Nerven zwei Elektroden *An* und *Kath.* und schickt einen Gleichstrom hindurch, so kann man an zwei anderen Elektroden *a* und *b*, oder *c* und *d*, eine Potentialdifferenz nachweisen, die vorher nicht vorhanden war. Ein homogener zylindrischer Leiter zeigt diese Erscheinung in merklichem Maße nur, wenn mindestens eine der Ableitungselektroden zwischen den „polarisierenden“ liegt; das ist nach den Gesetzen der gewöhnlichen Stromverzweigung selbstverständlich. Die große Potentialdifferenz bei extrapolarer Ableitung folgt aber aus diesen Gesetzen nicht. Diese Erscheinung wird seit MATTEUCCI und HERMANN⁶⁾ von den meisten Autoren als rein physikalisch bedingt aufgefaßt und deshalb der *physikalische Elektrotonus* genannt. Aus der Tatsache, daß die extrapolare Potentialdifferenz durch Narkotica beeinflussbar ist, schlossen

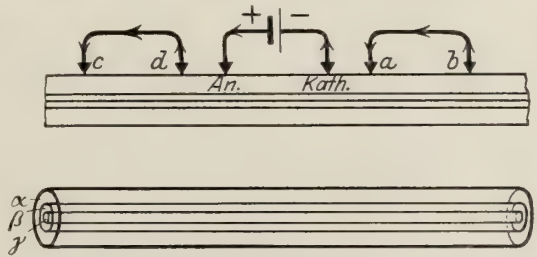


Abb. 145.

¹⁾ STROHL, A.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 84, S. 949. 1921.

²⁾ HOZAWA, S.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 219, S. 111. 1928.

³⁾ EBBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 324. 1923. — EBBECKE, U. u. G. HECHT: Ebenda Bd. 199, S. 88. 1923.

⁴⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen usw. II/1, S. 289 ff. Ges. Abt. II, S. 251. 1877.

⁵⁾ PFLÜGER, E.: Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus. Berlin 1859.

⁶⁾ In bezug auf Einzelheiten und Literatur sei auf die Bearbeitungen von L. HERMANN: Handb. d. Physiol. Bd. II/1, S. 157 ff. 1879, und M. CREMER: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. IV, S. 922 ff. 1909, verwiesen.

HERING und BIEDERMANN auf eine physiologische Komponente¹⁾. jedoch ist diese Hypothese durch die neueren Erfahrungen über die Wirkung der Narkotica zwar nicht widerlegt, aber entbehrlich gemacht.

Außerdem erweist sich die Erregbarkeit, geprüft durch beliebige (elektrische, mechanische, chemische) Reize, bei nicht zu starkem polarisierendem Strom in der Nähe der Kathode während des Stromflusses als erhöht, in der Nähe der Anode als herabgesetzt²⁾. Das ist der PFLÜGERSche oder *physiologische Elektrotonus*. Dem Geiste des vorliegenden Beitrages entsprechend werden wir ihn hier nicht zu besprechen haben, wenn es sich auch nicht wird vermeiden lassen, einige einschlägige Fragen zu berühren. Im übrigen können wir uns sehr kurz fassen, weil verwandte Themata noch an anderen Stellen dieses Handbuchs ausführlich behandelt werden [Erregungsleitung, Reizgesetze, Kernleitertheorie].

Als Maß des Elektrotonus gilt die Potentialdifferenz an den Ableitungselektroden.

Vorkommen. Er ist zu beobachten in großer Stärke an markhaltigen Nerven der Kalt- und Warmblüter, in geringerer an marklosen Nerven, kaum angedeutet an parallelfaserigen Muskeln. Er verschwindet, wenn man den Nerven zwischen Zu- und Ableitung stark quetscht. Nach Durchschneidung und nachfolgender Aneinanderlegung der Schnittstellen fehlt er gleichfalls. Bei abgestorbenen oder chemisch geschädigten Nerven ist er noch so lange mehr oder weniger deutlich zu sehen, als die Struktur erhalten ist. Verkürzung des Nerven (Durchtrennung distal von den Ableitungselektroden) vermindert ihn.

Abhängigkeit von verschiedenen Variablen. Er nimmt zu mit der Stromintensität des polarisierenden Stromes und dem Abstand der Zuleitungselektroden. Der Anelektrotonus (El. T. in der Nähe der Anode) ist sehr viel stärker als der Katelektrotonus beim marklosen Nerven, deutlich stärker beim markhaltigen Kaltblüternerven, nur unwesentlich stärker beim markhaltigen Säugernerven. Narkose vermindert das Mißverhältnis, längere Durchströmung vermehrt es, da der Anelektrotonus mit der Zeit (bis zu einer gewissen Grenze) steigt, der Katelektrotonus aber sinkt. Die Größe der elektrotonischen Spannungen unmittelbar nach Stromeinschaltung ist noch nicht genügend bekannt; es wird vermutet, daß sie sehr schnell ansteigen. Läuft über den Nerven eine Erregungswelle ab, so nehmen sie merklich ab³⁾.

Liefert die polarisierende Stromquelle alternierende ungleiche Stromstöße (Induktionsapparat), so ist der von den langsam verlaufenden Schließungsströmen erzeugte Elektrotonus der kräftigere.

Richtet man die Aufmerksamkeit auf den polarisierenden Strom selbst, so sieht man die Erscheinungen, die S. 678 ff. und 696 geschildert sind (Abhängigkeit seiner Stärke von Stromstärke, Durchströmungszeit, Nervenenerregung, Stromform [Fleischl-Effekt]).

Theoretisches. Das Verständnis des physikalischen Elektrotonus ist besonders durch HERMANN gefördert worden, der den Nerven als einen Kernleiter auffaßte, d. h. als ein Gebilde, zusammengesetzt aus zylindrischem Kern und röhrenförmiger Hülle, dessen Kernhüllengrenze durch Polarisation bei

¹⁾ Siehe W. BIEDERMANN: Elektrophysiologie S. 670. Jena 1895. Sehr klar bei S. GARTEN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 108, S. 338. 1905, formuliert (Literatur). Auch HERMANN lehnte sie nicht von vornherein ab (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 58, S. 253. 1894). Verwandte Anschauungen äußern G. H. BISHOP u. J. ERLANGER, Americ. Journ. of physiol. Bd. 78, S. 630. 1926.

²⁾ Siehe S. 699, Anm. 6.

³⁾ Über Nachwirkungen der Erregung siehe F. VERZÁR: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 152, S. 279. 1913; Bd. 206, S. 703. 1924; u. Bd. 211, S. 244. 1926. — SAMOJLOFF: ebenda Bd. 209, S. 484. 1925.

Durchströmung elektromotorische Gegenkräfte entwickelt. Was als Kern zu betrachten ist (Achsenzylinder? Fibrillen?), steht noch nicht fest; das ist vorläufig auch von geringerer Bedeutung. Man kann den Elektrotonus weitgehend nachahmen an einem Modell, bestehend aus einer langen elektrolytgefüllten Röhre oder Rinne, in deren Achse ein dünner Draht aus einem polarisierbaren Metall ausgespannt ist. Ist die Metall-Elektrolytkombination praktisch unpolarisierbar (Zink-Zinksulfat), so zeigt sich kein Elektrotonus, ist sie an den beiden Elektroden ungleich polarisierbar, so überwiegt der Elektrotonus an demjenigen Pol, der stärker polarisierbar ist¹⁾. HERMANN betont diese Tatsache und macht auf das analoge Verhalten des Nerven aufmerksam; er ist deshalb der Urheber der Theorie, daß das Überwiegen des Anelektrotonus vom Überwiegen der anodischen Polarisierbarkeit herrühre. In diesem Zusammenhang wird auch sein Widerspruch gegen die MUNKSche Auffassung, die Widerstandserhöhung an der Anode eines durchströmten Nerven sei nur durch Wasserverschiebung bedingt²⁾, verständlich.

Nach der HERMANNschen Auffassung verhält sich also ein durchströmter Nerv, abgesehen von der Zeit kurz nach dem Einschalten, wie ein Kernleiter aus drei Schichten³⁾: außen liegt die Hülle, mehr nach innen die polarisierbare Grenzschrift, die in erster Annäherung als eine dünne sehr schlecht leitende Röhre aufgefaßt werden kann, und innen der Kern (Abb. 145 unten). Die Theorie lehrt, daß in einem solchen Gebilde sich die Ströme weit extrapolar ausbreiten müssen⁴⁾.

Im Augenblick der Stromeinschaltung ist der polarisatorische (scheinbare) Übergangswiderstand noch nicht vorhanden, und es müssen deshalb die in den Kern einbrechenden, nach der üblichen Auffassung für die Reizwirkung allein maßgebenden Stromzweige zuerst stärker sein als später. Der Kernstrom muß also eine Anfangszacke haben. Nach HERMANN⁵⁾ liegt die Frage nahe, ob man nicht auf dieser Abdrosselung der maßgebenden Stromkomponente eine Reiztheorie aufbauen, insbesondere ihr die Wirkungslosigkeit sog. konstanter Ströme zuschreiben könne; er verneint jedoch die Frage. Aus seinen Versuchen (S. 57 der Arbeit) geht hervor, daß eine starke Abdrosselung in den ersten Tausendsteln Sekunden, zumal an der Kathode (deren Polarisierbarkeit, also Drosselungsfähigkeit nach HERMANN und BERNSTEIN vermindert ist) höchst unwahrscheinlich ist⁶⁾. Siehe dazu S. 679 und 696.

1) HERMANN, L.: Handbuch der Physiologie Bd. 2, S. 176. 1879.

2) HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 67, S. 252, Anm. 1. 1897. Siehe dazu oben S. 679.

3) Noch in neuerer Zeit ist mehrfach die Meinung geäußert worden, die Kernleitertheorie fordere einen Kern großer spezifischer Leitfähigkeit. Das ist ein Irrtum; nach HERMANN (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 19, S. 416. 1879; u. Bd. 20, S. 388. 1879) sprechen die Versuche mehr für relativ geringe spezifische Leitfähigkeit des Kerns. Siehe dazu die Versuche aus dem CREMERSchen Institut über das Kernhüllenverhältnis, zit. auf S. 680, Anm. 2.

4) Versuche an solchen Modellen sind in neuester Zeit von K. WALTHER: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 65. 1924 gemacht worden. Kernleiter ohne Elektrolyte: J. SOSNOWSKY, Sitzungsber. d. Warschauer Ges. d. Wiss. 1910, S. 129; Zentralbl. f. Physiol. Bd. 24. S. 791. 1910. Sehr aussichtsreiche Modellversuche an Membranmodellen haben R. LABES u. H. ZAIN: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 126, S. 352. 1927, veröffentlicht.

5) HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 65. 1887.

6) Denn der Übergangswiderstand steigt noch minutenlang sehr stark an, in 24 Minuten auf mehr als das Dreifache. Das besagt, daß er anfangs noch nicht sehr hoch war. HERMANN betont noch in einer neueren Arbeit (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 109, S. 95. 1905), daß Elektrotonus nur möglich ist bei einem nicht idealen Kernleiter, d. h. bei einem solchen, bei dem noch Stromzweige in den Kern eintreten. EBBECKE vertritt neuerdings die von HERMANN abgelehnte Anschauung (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 212, S. 121. 1926), ohne neues Material beizubringen.

Aus der stärkeren Entwicklung des Anelektrotonus ist also zu schließen, daß der Nerv an der Anode stärker polarisiert wird als an der Kathode. BERNSTEIN vermochte mit einem Rheotom die stärkere Ladung der Anodengegend unmittelbar nachzuweisen und stellte noch etwas spezieller die Theorie auf¹⁾, daß an der Kathode eine Lockerung, an der Anode eine Verdichtung der Membranteilchen stattfindet. Sie ist neuerdings wieder von EBEBECKE²⁾ aufgenommen worden. Als Stütze für sie können auch die MUNK-HERMANNschen Widerstandsmessungen am Nerven (zit. auf S. 679 und 701; anodische Vermehrung, kathodische Verminderung des Gleichstromwiderstandes) und die Färbeversuche von BETHE und seinen Schülern³⁾ geltend gemacht werden.

Welche physikochemischen Prozesse zu dieser Veränderung der Kernhüllengrenze führen, ist noch ziemlich dunkel. Von Bedeutung ist der Befund von A. SCHWARTZ⁴⁾ und MACKUTH⁵⁾, daß zweiwertige Kationen und Wasserstoffionen die anodische Verdichtung verstärken; MACKUTH schließt sich deshalb der BETHESchen Theorie⁶⁾ an, daß den Wasserstoffionen eine wichtige Rolle bei der Auslösung der Erregung durch den elektrischen Strom zukomme.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß die polarisatorische Theorie des Elektrotonus auch im einzelnen gut den Tatsachen gerecht wird. Manches ist noch nicht genügend geklärt, z. B. die Frage der zeitlichen Entwicklung. Ferner müßte noch geprüft werden, ob nicht die alte MUNKsche Auffassung, die Veränderung an den Elektroden sei durch Wasserverschiebung bedingt, wenigstens teilweise zu Recht besteht.

Da hier immer nur von einem von außen zugeführten Strome die Rede war, könnte es so scheinen, als sei der Elektrotonus ein bloßes Laboratoriumsprodukt, dem im biologischen Geschehen keine Bedeutung zukäme. An anderer Stelle dieses Handbuchs wird dargelegt werden, daß diese Auffassung irrtümlich ist, und daß wahrscheinlich eine der wichtigsten Lebenserscheinungen, die Leitung des natürlichen Nervenimpulses, auf elektrotonischen Strömen beruht.

Weitere neuere Arbeiten zu diesem Kapitel: LAUGIER, H.: *Electrotonus et excitation; recherches sur l'excitation d'ouverture*. Thèse. Paris 1921 (referiert in Ronas Berichten Bd. 13, S. 60. 1922). Die Polarisationen an beiden Elektroden stören sich bei kleinem Abstände. Starker Strom erhöht die Permeabilität an der Kathode, was die Schließungserregung erschwert und die Öffnungserregung begünstigt. Dasselbe kürzer bei L. LAPICQUE u. H. LAUGIER: *Journ. de physiol. et de pathol. gén.* Bd. 19, S. 528. 1921. — EBEBECKE, U.: *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 211, S. 786. 1926 (Versuch, die elektrotonischen Erregbarkeitsänderungen physikalisch zu erklären. Siehe dazu P. GRÜTZNER: ebenda Bd. 28, S. 141. 1882. — WERIGO, B.: ebenda Bd. 31, S. 471. 1888; u. Bd. 84, S. 263. 1901). — WORONZOW, D. S.: ebenda Bd. 203, S. 300. 1924; Bd. 207, S. 279. 1925; u. Bd. 210, S. 672. 1925 (Verdichtung und Auflockerung an den Elektroden). — WINOGRADOW, M. J.: ebenda Bd. 204, S. 430. 1924 (Elektrotonische Wasserverschiebung). — WERMETER, K.: *Cremers Beitr. z. Physiol.* Bd. 2, S. 430. 1924 (Messung der Entwicklung des Elektrotonus mit repetierendem Rheotom. Entstehungszeit wahrscheinlich kürzer als $\frac{1}{2000}$ Sek.). — GILDEMEISTER, M.: *Zeitschr. f. Biol.* Bd. 83, S. 145. 1925. (Bedeutung der elektrotonischen Stromverzerrung für die Nervenleitung.)

¹⁾ BERNSTEIN, J.: *Elektrobiologie*, S. 135. Braunschweig 1912. Der Autor hält die Fibrillen für die polarisierbaren Kerne (S. 150).

²⁾ EBEBECKE, U.: *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 211, S. 485. 1926. — Festschrift für KROGH. Kopenhagen 1926.

³⁾ BETHE: a. a. O. Anm. 6.

⁴⁾ SCHWARTZ, A.: *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 138, S. 487. 1911.

⁵⁾ MACKUTH, E.: *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 214, S. 612. 1926.

⁶⁾ BETHE, A.: *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 163, S. 147. 1915; u. Bd. 183, S. 289. 1920. Bemerkenswert ist, daß der Nerv anscheinend bei der Durchströmung *außen* an der Anode saurer wird, sich also anders verhält als die Haut (S. 693).

Ruhe- und Aktionsströme von Muskeln und Nerven.

Von

PAUL HOFFMANN

Freiburg i. Br.

Mit 48 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

DU BOIS-REYMOND: Untersuchungen über tierische Elektrizität. 1849. — BIEDERMANN: Elektrophysiologie. Jena: S. Fischer 1895. — WALLER, A.: Tierische Elektrizität. Übers. von E. DU BOIS-REYMOND. Leipzig 1899. — HERMANN, L.: Allgemeine Muskelphysik. In Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. I, S. 173–241. 1879. — SANDERSON, BURDON: The mechanical thermal and electrical properties of striped muscle. In Schäfers Textbook Bd. II, S. 352. Edinburgh u. London 1900. — GOTCH, F.: Nerve. Daselbst S. 451. — v. FREY: Allgemeine Physiologie des quergestreiften Muskels. In Nagels Handb. d. Physiol. Bd. IV, S. 522–541. Braunschweig 1909. — BIEDERMANN: Elektrophysiologie, in Ergebn. d. Physiol. Bd. 2, 2, S. 103. 1903. — BERNSTEIN: Elektrobiologie. Braunschweig 1910. — PIPER: Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. Berlin: Julius Springer 1912. — GARTEN, S.: Die Produktion von Elektrizität. In Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. 1910. — Methodisches außer in den genannten in Tigerstedts Handb. d. Methodik Bd. II, S. 317. 1911.

Methodik.

Zur Messung und Beobachtung der Muskel- und Nervenströme kommen das Capillarelektrometer, das Drehspulengalvanometer und vor allem das EINTHOVENsche Saitengalvanometer in Betracht. In der neuesten Konstruktion mit einer kurzen, im Vakuum schwingenden Saite ist dies ein ganz außerordentlich empfindliches und schnell reagierendes Instrument. Die Einstellungszeit der aperiodisch schwingenden Saite ist 0,003–0,004 Sekunden, die Empfindlichkeit 1 mm Ausschlag des Saitenbildes für $1 \cdot 10^{-10}$ Amp. Es gelingt mit diesem Instrumente, die Aktionsströme der natürlich innervierten Nerven von Warmblütern praktisch vollkommen genau zu registrieren¹⁾.

Das Capillarelektrometer ist als Mittel, Stromstöße darzustellen, durch das EINTHOVENsche Instrument fast ganz verdrängt worden. Nur die einfachere Korrektur der Capillarelektrometerkurven hat einige Forscher veranlaßt, bei diesem zu bleiben. Im Zusammenhang mit einer Verstärkereinrichtung hat es in den Händen von ADRIAN und seinen Mitarbeitern in letzter Zeit vorzügliche Dienste getan.

Das d'Arsonval-Instrument gibt selbst bei Wechselströmen, wenn sie nur langsam genug sind, sehr gute Resultate, wie die Ergebnisse von ALVAREZ am Darms erweisen. Es ist also nicht allein für Messung der Ruheströme geeignet. GASSER und ERLANGER haben die Ablenkung des Kathodenstrahles in einer Braun-Röhre verwendet, nachdem sie die entstehenden Nervenströme intensiv verstärkt hatten. PAULI und MATULA benutzen das Binanten-Elektrometer nach DOLEZALEK zur Messung der Ruhepotentiale.

Bis vor kurzer Zeit galten unpolarisierbare Elektroden zur Ableitung der Ströme von den Präparaten oder aus dem menschlichen Körper für ganz unerläßlich. Seit kurzer Zeit ist man für die Registrierung schnell verlaufender Stromoszillationen auch zur Verwendung

¹⁾ EINTHOVEN, W. u. S. HOOGERWERF: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 215, S. 443. 1927.

polarisierbarer Elektroden übergegangen [EINTHOVENsche Bindenelektroden, Stichelektroden z. B. nach TRENDELENBURG¹⁾]. Diese Methode gibt sehr gute Resultate.

Als besonders adaptierte Form der unpolarisierbaren Elektroden sind die Klammerelektroden von ALVAREZ zum Ableiten der Aktionsströme des Darmes zu nennen.

Für bestimmte Zwecke ist auch die Verwendung des Telephons evtl. mit zwischen-geschaltetem Verstärker möglich [HÖBER, ALLERS und SCHEMINSKY²⁾].

I. Ruheströme des Muskels.

a) Verletzungsströme.

Eine Grundlehre der heutigen Elektrobiologie besteht darin, daß man annimmt, der unverletzte Muskel sei völlig stromlos, d. h. daß bei Ableitung von irgendeiner beliebigen Stelle seiner Oberfläche kein Strom im Galvanometer nachweisbar ist. Diese an sich einfache Annahme widersprach der Autorität von DU BOIS-REYMOND, und es sind deshalb besondere Beweise hierfür auf-gesucht worden. Der beste Beweis besteht wohl in der Stromlosigkeit des Herzens³⁾, dann in dem Wiederstromloswerden solcher Muskeln, die aus kürzeren Fasern mit sehnigen Zwischenstücken (inscriptiones tendineae) bestehen, mit der Zeit. Schließlich läßt sich feststellen, daß der Strom um so geringer ist, je besser der Muskel präpariert wurde⁴⁾.

Es tritt also nur dann ein Strom auf, wenn sich die Teile ein und derselben Muskelfaser in verschiedenem Zustande befinden. Diese Differenz kann ent-stehen:

1. Durch Verletzung oder Abtötung eines Muskelteils auch bei reversiblen Schädigungen.
2. Durch verschiedene Temperatur.
3. Durch verschiedene Spannung (Deformationsströme nach DE MEYER).

Die *Richtung der entstehenden Ströme* ist für den Fall, daß der Muskel sich in physiologischer Umwelt befindet, völlig fest bestimmt. Der Strom fließt im Ableitungs-kreise immer zu der verletzten Stelle hin. Diese verhält sich, wie man zu sagen pflegt, elektro-negativ (zinkartig). Nur bei Ersatz der Zwischenflüssigkeit durch anomale Lösungen kommt es gelegentlich zu inversen Strömen, die aber meist nur sehr schwach sind.

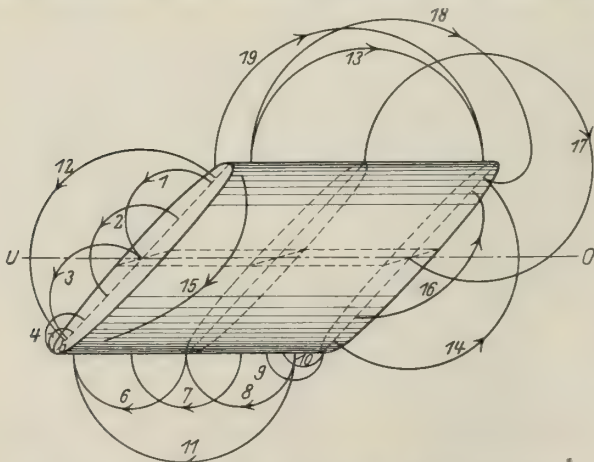


Abb. 146. Verlauf der Ströme am Muskelrhombus. Die Zahlen bedeuten die möglichen Arten der Ableitung. Die Pfeile geben die Richtung an. (Nach DU BOIS-REYMOND.)

Als Bezeichnung für die ent-stehenden Ströme benutzt man die Worte Ruhestrom, Verletzungsstrom, Längs-Querschnittsstrom, Demarka-tionsstrom ohne Unterschied neben-einander. Der Name Demarkations-strom deutet zwar auf eine bestimmte Entstehung hin, wird aber heute völlig neutral verwendet. Für den Fall, daß mehrere verletzte Stellen des Muskels abgeleitet werden, ergibt sich aus dem DU BOIS-REYMONDSchen Schema die Stromrichtung (s. Abb. 146).

Bei Einschaltung immer kleiner Muskelteile in den Stromkreis erhält man immer noch das gleiche Ergebnis, so daß kein Zweifel obwalten kann, daß die Ströme schon in der einzelnen Muskelfaser gebildet werden.

Künstliche Längsschnitte, die die Faser nicht verletzen, verhalten sich wie die Oberfläche des Muskels.

¹⁾ TRENDELENBURG, W.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, S. 113. 1922.

²⁾ ALLERS u. SCHEMINSKY: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 212, H. 2. 1926.

³⁾ HERMANN, L.: Handbuch Bd. I, S. 197, 235.

⁴⁾ ENGELMANN, W.: Onderzoekingen Utrecht Bd. III, S. 101. 1874.

Die Frage nach der *Größe der festzustellenden Potentialdifferenz (PD.)* ist viel schwerer erschöpfend zu beantworten. Es ist eine unbestreitbare Tatsache, daß Muskeln, die völlig gleich hinsichtlich Aufbewahrung, Präparation usw. behandelt worden sind, in ihrem Demarkationsstrom erstaunliche Differenzen zeigen können. Mit steigender Schwere der Verletzung nimmt der Strom an Stärke zu, um mit der Abtötung ein Maximum zu erreichen. Aber dieses Maximum ist eben nicht fest in seiner Lage. Die beiden Muskeln der Beine des gleichen Frosches ergeben im allgemeinen ziemlich übereinstimmende Resultate hinsichtlich der Stärke des Stromes. Von einem Tier zum anderen sind die Schwankungen viel bedeutender. Wenn die Abtötung erreicht ist, so ist die Art, wie die Verletzung herbeigeführt worden ist, gleichgültig für den Effekt. Wir reden von einem mechanischen, chemischen, thermischen Querschnitte. Der thermische Querschnitt (erhalten durch Eintauchen eines Teiles des Muskels in Ringerlösung von 70°) wird als besonders gleichmäßig gerühmt und deshalb von den Forschern viel benutzt.

Der totenstarre und gelähmte Muskel zeigt den Verletzungsstrom wie der normale, es ist also dieser nicht an die Erregbarkeit gebunden. Sehr bemerkenswert ist, daß durch Eintauchen des Muskels in destilliertes Wasser, wodurch ja sicherlich eine sehr schwere Schädigung des Gewebes hervorgerufen wird (Wasserstarre), kein Demarkationsstrom entsteht, zum mindesten erst nach sehr langer Einwirkung (1 Stunde) ein sehr schwacher. Der Muskel verhält sich hinsichtlich seines Verletzungsstromes auch im Stadium vorgerückter Wasserstarre wie ein normaler. Ganz anders ist das Ergebnis, wenn wir Wärme- oder z. B. Chloroformstarre untersuchen; diese Einwirkungen sind direkt einer Verletzung gleichzusetzen und erzeugen demnach einen kräftigen Ruhestrom.

Werte, wie sie sich im Durchschnitt für den Verletzungsstrom verschiedener Muskeln ergeben, zeigt die Tabelle 1 (nach ENGELMANN). Für die Froschmuskeln erhalten wir im allgemeinen Werte von 40–50 MV. Die Durchschnittswerte für verschiedene Muskeln des Frosches sollen etwas verschieden sein [GALEOTTI und DE CRISTINA¹⁾]. Bei Krebsen sind die auftretenden Potentialdifferenzen ebenfalls sehr bedeutend, 40–90 MV²⁾.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß die gemessenen Potentialdifferenzen zu niedrig sind gegenüber den wirklich an den Fasern auftretenden. Es ist immer eine unkontrollierbare Nebenschließung durch die Interfibrillarsubstanz vorhanden. SAMOIJLOFF³⁾ hat versucht, indem er die Dicke der den Muskel umgebenden

Tabelle 1. Ruhestrome (Verletzungsströme) an Skelettmuskeln, Anfangswert.

Tierart	Muskel	Potentialdifferenz in V.
Flußbaal	Seitenrumpfmuskeln	0,0276
Schildkröte . . .	Brustmuskeln	0,0291
Taube	Brust- u. Oberschenkelmuskeln	0,076
Maus, weiß . . .	Oberschenkelmuskeln	0,030
Ratte, weiß . . .	Adductoren des Oberschenkels	0,0424
Kaninchen . . .	„ „ „	0,0423

leitenden Hüllen willkürlich veränderte, zu einer Vorstellung darüber zu kommen, um wieviel die wirkliche PD. gegenüber der gemessenen größer sein könnte. Er findet, daß die gewöhnliche Art der Messung doch schon 80% des Gesamtwertes zeigt.

In ähnlicher Weise könnte man zu einer Bestimmung des wahren Wertes kommen, wenn man die leitende Zwischenflüssigkeit durch eine nichtleitende ersetzt (z. B. durch Rohrzuckerlösung). So ist BRÜNNINGS⁴⁾ vorgegangen. Er gibt ohne nähere Angaben an, Werte gefunden zu haben, die doppelt so groß sind wie die gewöhnlichen. So einfach liegen die Dinge nach eigenen Versuchen des Verf. nicht; die Werte, die sich ergeben, schwanken erheblich mit der Zeit und sind nicht so wesentlich von den normalen verschieden, wie BRÜNNINGS meint.

Die Potentialdifferenz des Verletzungsstromes hängt von der *Zusammensetzung der Zwischenflüssigkeit* der Fasern ab, wie die Versuche von OVERTON⁵⁾ lehren.

Folgende Versuche sind besonders eindrucksvoll. Sartorien werden zunächst 20–30 Minuten in 6proz. Rohrzuckerlösung überführt und von dort auf 5 bis 12 Stunden in eine 1,35proz. Lösung von K₂HPO₄; danach findet man, daß der

¹⁾ GALEOTTI u. DE CRISTINA: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 10, S. 1. 1909.

²⁾ TSCHACHOTIN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 120, S. 565. 1907.

³⁾ SAMOIJLOFF: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 78, S. 38. 1899.

⁴⁾ BRÜNNINGS: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 98, S. 246. 1903.

⁵⁾ OVERTON: Sitzungsber. d. physik.-med. Ges. Würzburg, 15. XII. 1904.

Demarkationsstrom eine sehr geringe Spannung (1—2 MV) und eine inverse Richtung hat. Die ableitenden Elektroden bestanden bei diesem Versuche ebenfalls aus Pinseln, die mit 1,35proz. K_2HPO_4 -Lösung getränkt waren, an die sich die gewöhnliche unpolarisierbare Kombination anschloß. Dieser Zustand ist völlig reversibel, die Zwischenschaltung von Rohrzuckerlösung hat nur den Zweck, die Bildung von KCl, was den Muskel schwer schädigen würde, zu verhindern. Den gleichen Versuch mit gleichem Erfolge kann man auch mit $1\frac{3}{4}$ proz. K-Äthylsulfat oder 2proz. K-Tartrat anstellen. Bei Verwendung von Mischlösungen von Na- und K-Salzen findet man meist einen Verletzungsstrom von normaler Richtung, aber herabgesetzter Stärke. Da die Wanderungsgeschwindigkeit der K-, Rb- und Cs-Salze fast die gleiche ist, so lag die Vermutung nahe, daß Salze dieser den gleichen Effekt haben würden wie die K-Salze bei äquivalenter Konzentration.

In 1,2proz. $(NH_4)_2HPO_4$ war der Demarkationsstrom nach 5 Stunden Einwirkung 5 MV, in 2,3proz. Rb_2HPO_4 2,5 MV. Cs-Phosphat 3,2proz. bewirkt 3,0 MV.

Da die Differenz der Wanderungsgeschwindigkeit der Li- und K-Ionen größer ist als der Na- und K-Ionen, so konnte erwartet werden, daß bei Ersatz des Na in der Zwischenflüssigkeit durch Li ein verstärkter Demarkationsstrom auftreten würde. Der Versuch entsprach der Erwartung. Li-Lösungen wirken bei längerer Einwirkung aber stets schädlich; nach 4 Stunden ist der Strom geringer als bei Verwendung von Na-Lösungen. In Lösungen von salzsaurem Tetramethylamin bleiben die Muskeln tagelang reizbar. Die Wanderungsgeschwindigkeit ist in diesem Fall zwischen der des Na und des Li gelegen.

Die Frage des Entstehens von Ruheströmen im Muskel durch Eintauchen eines Teiles desselben in Lösungen anorganischer Salze ist besonders von HÖBER¹⁾ bearbeitet worden.

Er taucht Sartorien in isotonische Lösungen und findet, daß sich bestimmte Gesetzmäßigkeiten ergeben (siehe Tabelle).

Tabelle 2. Wirkung der verschiedenen Ionen auf den Muskel. (Nach HÖBER.)

Die Stärke der Stromentwicklung und die Richtung ist durch die + und — angezeigt, ± bedeutet: keine Stromentwicklung.

	Li	Na	Mg	Cs	NH ₄	Rb	K
CNS	— —	— —	— —		±		— — +
NO ₃	—	—	—		+		
J	—	—	±	—	+	— +	— — —
Br	—	—		±	+		
Cl	—	±	±	±	+	—	+ + —
Acetat	±	±					
HPO ₄		±					
SO ₄	±	±	±	+	+	— —	+ + —
Tartrat	+	±			+		+ + +

Hiernach erkennt man, daß alle Salze, die einen Ruhestrom hervorrufen, in kurzer Zeit die Erregbarkeit des Muskels vernichten. Die Einwirkung der Alkalisalze ist dabei völlig reversibel. Je intensiver die Salze fällend auf Eiweißkörper wirken, um so stärker ist ihre Fähigkeit, einen Strom zu erzeugen.

Die Verwendung des Ruhestroms des Muskels zur Untersuchung von Giften ist von W. STRAUB²⁾ eingeführt worden.

Von HENZE³⁾ sind eine größere Zahl von Alkaloiden und anderen Giften in dieser Richtung geprüft worden. Aus dieser Reihe ist bemerkenswert, daß Coffein einen intensiven Ruhestrom erzeugt, ebenso Cholin, Chinin, Nicotin.

1) HÖBER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 106, S. 599. 1905; Bd. 120, S. 492. 1907.
2) STRAUB, W.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. Bd. 48, S. 1. 1902.
3) HENZE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 92, S. 451. 1902.

Untersuchungen an veränderten Muskeln sind von GALEOTTI und DE CRISTINA¹⁾ ausgeführt worden. Bei hyperämischen Muskeln, hervorgerufen durch Umschnürung des Oberschenkels, findet sich keine Veränderung der PD. Anders bei ischämischen Muskeln; hier sinkt die PD. und erreicht schließlich nach mehreren Tagen sehr kleine Werte. Erzeugt man im Muskel eine lokalisierte Entzündung, so ist die entzündete Stelle immer positiv gegenüber der anderen. Mit dem Fortschreiten der Entzündung vermindert sich die PD. wieder.

Im lebenden Tiere ist die Verletzungsstelle zuerst immer negativ, nach etwa 3 Stunden ist diese Negativität völlig verschwunden und hat einer Positivität Platz gemacht. Diese erreicht nach 20–68 Stunden ein Maximum und nimmt dann wieder ab.

Die Frage, ob die PD. im Muskel ständig vorhanden ist, nur nicht zur Wirkung kommt, oder ob sie erst durch die Verletzung selbst entsteht (Membrantheorie und Alterationstheorie), ist versuchsweise in der Art gelöst worden, daß man die *Entstehungszeit des Verletzungsstromes* bei sehr schnell erfolgender Verletzung maß. Es liegen neuere Versuche mit zum Teil sehr eleganter Methodik vor von BERNSTEIN und TSCHERMAK²⁾, BERNSTEIN³⁾ (sofortiges Vorhandensein) und GARTEN⁴⁾ (Entstehen mit meßbarer Latenz).

Trotz der Sorgfalt, die in diesen Versuchen verwendet wurde, wird man sie heute nicht mehr als völlig ausreichend zur Lösung der Streitfrage ansehen dürfen. Die neuesten Experimente sind von G. FAHR⁵⁾.

Der Muskel wurde durch eine Gewehrkuugel verletzt, zur Aufnahme des Stroms und zur Zeitmessung diente je ein EINTHOVEN'Sches Galvanometer. Das Ergebnis deutete unbedingt dahin, daß der Verletzungsstrom keine meßbare Zeit zur Entwicklung brauche. Es erscheint merkwürdig, daß man langsam reagierende Muskeln nicht zur Entscheidung dieser speziellen Frage herangezogen hat, sondern immer nur Froschmuskeln nahm.

Das Verschwinden des Verletzungsstromes.

Der Ruhestrom des Muskels nimmt nach der Verletzung ziemlich schnell ab, bis zum völligen Verschwinden. Erneute Verletzung kann ihn dann wieder hervorrufen. Schon ENGELMANN untersuchte diesen Vorgang bei den verschiedensten Muskeln genauer.

Neuere Versuche liegen von NIKOLAIDES⁶⁾, PAULI und MATULA⁷⁾ vor. Als Beispiel seien hier Resultate der beiden Autoren gegeben:

NIKOLAIDES. Sartorius 37 mm lang.		PAULI und MATULA. Sartorius in feuchter Kammer.	
Zeit nach dem Anscheiden in Min.	Ausschlag des Capill. Elektrom. in willk. Einheiten	Zeit in Min.	P.D. in MV.
4	4,5	0	42,8
15	4,0	15	40,2
30	3,5	30	35,6
75	3,0	45	35,7
165	2,5	60	34,1
240	2,0	75	34,2
		90	34,1

DU BOIS-REYMOND gibt (Untersuchungen S. 230) folgendes an: Der Strom sinkt nach 30 Minuten auf 75%, nach 60 Minuten auf 59%, nach 120 Minuten auf 38% des Anfangswertes.

¹⁾ GALEOTTI u. DE CRISTINA: Zitiert auf S. 705.

²⁾ BERNSTEIN u. TSCHERMACK: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 102, S. 67. 1904.

³⁾ BERNSTEIN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 113, S. 605. 1906.

⁴⁾ GARTEN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 105, S. 291. 1904; Zentralbl. f. Physiol. 1906, S. 673.

⁵⁾ FAHR, G.: Proc. of the soc. for exp. biol. a. med. Bd. 19, S. 142. 1921.

⁶⁾ NIKOLAIDES: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1889, S. 72.

⁷⁾ PAULI u. MATULA: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 355. 1916.

b) Entstehen von Strömen im Muskel durch thermische Differenz. (Thermoströme des Muskels.)

Die Stromlosigkeit des Muskels im Ruhezustande gilt nur für den Fall, daß derselbe auch in seiner ganzen Ausdehnung gleich temperiert ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Muskel bei verschiedener Temperatur der Elektroden Ströme abzuleiten gestattet, und zwar in dem Sinne, daß die erwärmte Stelle negativ ist gegenüber einer kühleren. Wenn man den ganzen verletzten Muskel abkühlt, so verringert sich das Potential des Demarkationsstroms; erwärmt man ihn, so vergrößert es sich. Wichtig ist dabei, daß nur die Temperaturänderung an der unverletzten Stelle der Ableitung eine Wirkung hat. Veränderung der Temperatur am künstlichen Querschnitte hat dagegen keine¹⁾.

BERNSTEIN²⁾ beschäftigte sich eingehender mit dieser Frage und zieht aus seinen Versuchen den Schluß, daß der Demarkationsstrom proportional der absoluten Temperatur zunimmt, hinsichtlich der Potentialdifferenz der kalten und der warmen Stelle des unverletzten Muskels stimmt er HERMANN zu.

PAULI und MATULA³⁾ machten die Versuche nach und kommen zu ganz anderen Resultaten. Sie finden, daß auch eine Veränderung der Temperatur am Querschnitte die Potentialdifferenz beeinflusst, daß überhaupt der ganze Gang der Dinge kein so regelmäßiger ist, wie BERNSTEIN und HERMANN annehmen. Gegen diese Befunde hat BERNSTEIN⁴⁾ nun wieder heftig Stellung genommen und führt sie auf Versuchsfehler zurück.

c) Entstehen von Strömen am ruhenden unverletzten Muskel durch mechanische Einwirkung. (Deformationsströme nach DE MEYER.)

DE MEYER⁵⁾ hat darauf hingewiesen, daß durch Deformation von Muskeln von außen her ohne Verletzung Ströme auftreten können, die von erheblicher Größe sind, bis zu 1,5/1000 Volt⁶⁾. Die Deformationsströme treten ohne Latenz ein und sind in ihrer Größe ungefähr der Deformation proportional. Je größer die Deformation ist, um so positiver ist die Stelle⁶⁾. Die Ströme superponieren sich über die Aktionsströme⁷⁾.

Auf die Deformationsströme der willkürlich erregten Muskeln führt H. LEHMANN⁸⁾ die beim Willkürversuch von DU BOIS-REYMOND auftretenden Ströme zurück.

II. Aktionsströme des Muskels.

Die Aktionsströme des Muskels zerfallen in zwei Gruppen. Erstens in die phasischen, schon längst bekannten und viel untersuchten klassischen Aktionsströme, dann in die Dauerströme, auf deren Verhandensein man erst in letzter Zeit aufmerksam geworden ist. Ströme, die keine schnellen Schwankungen zeigen, die aber ebenfalls in direkter Beziehung mit der Aktion stehen. Man findet solche Ströme wesentlich beim vergifteten Muskel.

Da über diese letzteren Ströme nur sehr wenig Angaben existieren, ist ihnen ein eigener Abschnitt nicht gewidmet worden, sondern sie werden unter den betreffenden Abschnitten (Ströme im vergifteten Muskel, Ströme bei tonischen Zuständen der Muskulatur) abgehandelt.

¹⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 4, S. 163. 1871.

²⁾ BERNSTEIN, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 131, S. 589. 1910.

³⁾ PAULI u. MATULA: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 374. 1916; Bd. 165, S. 157. 1916.

⁴⁾ BERNSTEIN, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 164, S. 102; Bd. 166, S. 201. 1916.

⁵⁾ DE MEYER: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 83, S. 301. 1920.

⁶⁾ DE MEYER: Arch. internat. de physiol. Bd. 16, S. 64. 1921.

⁷⁾ DE MEYER: Arch. internat. de physiol. Bd. 16, S. 172, 193. 1921; Arch. neerland. de physiol. Bd. 7, S. 242. 1922.

⁸⁾ LEHMANN, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 316. 1925.

Es ist das Verdienst HERMANN¹⁾, gezeigt zu haben, daß die Aktionsströme des Muskels mit der über die Fasern hinlaufenden Erregungswelle zusammenhängen; daß ebenso, wie sich eine Kontraktionswelle ausbreitet, sich auch eine Welle veränderten elektrischen Verhaltens über den Muskel hinzieht. Die von HERMANN aufgestellte Regel lautet: Die erregte Stelle des Muskels verhält sich wie eine verletzte, d. h. der Strom läuft im Ableitungskreise zu ihr hin. Nach dieser Regel können wir in allen Fällen, in den die Erregungswellen sich über den Muskel ausbreiten, den entstehenden Strom voraussagen. Eine Ausnahme ist bisher nicht gefunden.

Da die Elektroden am Muskel ruhen, so wird die Erregungswelle an der oder den Elektroden vorbeilaufen und dieses Vorbeilaufen erzeugt in dem Ableitungskreis, den wir untersuchen, die eigentümlichen Aktionsströme.

Am einfachsten liegen die Dinge, wenn man nicht von zwei unverletzten Stellen des Muskels, sondern von einer verletzten und einer unverletzten ableitet. An der abgetöteten Stelle tritt dann durch die Erregung gar keine Veränderung mehr ein; wir untersuchen nur die Verhältnisse an der normalen (Bedingung: frischer Querschnitt). Natürlich muß der an sich vorhandene Ruhestrom subtrahiert werden.

a) Die Grundlagen.

Die Wellenlänge der elektrischen Veränderung ist sehr wesentlich kleiner als die der Kontraktionswelle. Wenn man in der gewöhnlichen Weise die Muskelzuckung aufzeichnet, so erscheint es, als ob der elektrische Vorgang ganz wesentlich in die Latenzzeit des mechanischen fiele. Bei sehr empfindlicher Registrierung der Spannungszunahme des Muskels zeigt sich aber, daß dies eine Täuschung ist. Elektrischer und mechanischer Effekt beginnen gleichzeitig²⁾. Nur erreicht der elektrische sehr viel schneller den Höhepunkt als der mechanische. Die elektrische Negativität setzt in allen Fällen ziemlich schnell ein und verschwindet etwas langsamer, der absteigende Schenkel ist immer etwas gedehnter. Der

Unterschied ist aber nicht sehr groß.

In Abb. 147 ist eine saitegalvanometrische Kurve der negativen Schwan-
kung wiedergegeben, wie sie sich typisch in solchen Fällen zeigt.

Wenn wir in dieser Weise gewissermaßen den elektrischen Zustand an einer Stelle des Muskels gewinnen können, so müßte sich daraus derselbe an

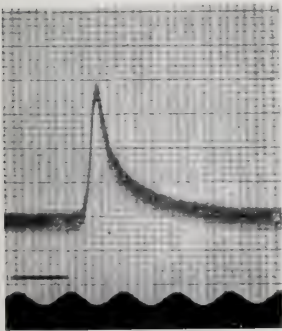


Abb. 147. Einphasischer Aktionsstrom eines verletzten Froschsartorius auf Einzelreiz. Unten Zeit $\frac{1}{60}$ Sekunde, darüber Reizsignal. (Nach DITTLER.)

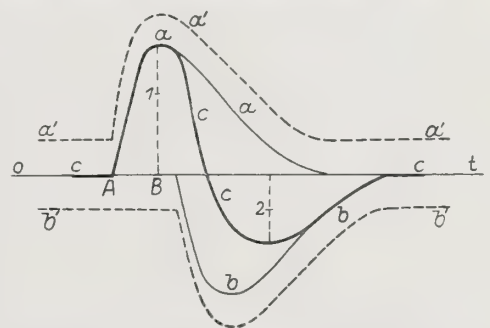


Abb. 148. Konstruktion des diphasischen Stromes bei Ableitung von zwei unverletzten Stellen des Muskels durch Addition zweier einphasischer Ströme. $a' a'$ und $b' b'$ die beiden entgegengesetzt gerichteten Stromstöße an den beiden Elektroden. Ausgezogen die resultierende Kurve. (Nach HERMANN.)

mehreren Stellen konstruieren lassen. Dies ist nun tatsächlich der Fall. Die einfachste Möglichkeit besteht darin, daß zwei Ableitungsstellen vorhanden sind. Dann bekommt man ein Zusammenwirken zweier Stellen in entgegengesetzter

¹⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 16, S. 235, 410. 1877.

²⁾ EINTHOVEN, W.: Harvey Lecture 6. 12. 1924.

Richtung. Im Verhältnis zu der Länge des Muskels ist die Länge der Negativitätswelle beträchtlich, und es kommt nur in besonderen Fällen zu einer „Trennung der Phasen“, d. h. die eine Negativitätswelle ist von der einen Elektrode völlig entfernt, wenn sie an die zweite herantritt. Am ehesten ist auf eine solche Trennung zu rechnen bei sehr langen Muskeln, wie z. B. Retractor penis der Schildkröte.

Die Zusammensetzung der schließlichen Kurve aus der einzelnen negativen Schwankung ist nicht nur bei zwei Ableitungsstellen möglich, sondern auch bei mehreren. Nimmt man z. B. drei Ableitungsstellen am *Musc. Sartorius* des Frosches und verbindet die beiden

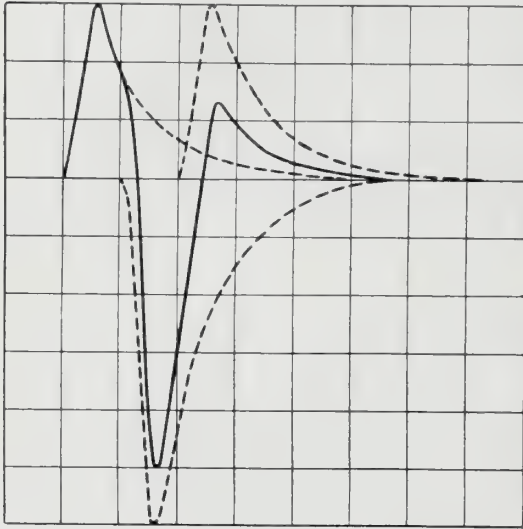


Abb. 149. Konstruktion des bei Reizung an einem Ende des Muskels entstehenden dreiphasischen Stromes aus den auftretenden Potentialen. — Ströme, die bei Wirkung der Potentiale an den drei Ableitungselektroden auftreten würden. - - - - - Resultierender Strom. (Die Ähnlichkeit mit dem direkt registrierten ist evident. Sogar der Buckel in der ersten Phase ist in vielen Kurven deutlich. Besonders wichtig ist auch die völlige Erklärung der verschiedenen Größen der Phasen.) Abszisse 0,005 Sek. Ordinate 0,005 V. (Nach P. HOFFMANN.)

äußeren mit einem Pol des Galvanometers, die mittlere mit dem anderen, so erhält man eine Superposition, wie sie Abb. 149 zeigt. Auch hier ist der zu registrierende Stromverlauf äußerst ähnlich dem Vorausgesagten. Auch die Zusammensetzung aus zwei Kurven, die von zwei unverletzten Stellen des Muskels stammen, ist möglich.

Ich nehme z. B. an, daß auf dem Muskel drei Ableitungsstellen sich befinden: A, B und C. Ich kann dann eine Kurve AB und eine BC aufnehmen, und es ergibt sich, daß AC aus den beiden ersten konstruiert werden kann. Selbstverständlich müssen die zeitlichen Verhältnisse genau berücksichtigt werden. In dieser Weise hat z. B. PIPER¹⁾ das Elektromyogramm der Handbeuger (Unterarmflexoren) untersucht und theoretisch zu deuten versucht.

Die Länge der Negativitätswelle hängt in weitem Maße von der Temperatur ab. Von der Zahl der überschrittenen Muskelkästchen hängt sie nicht ab²⁾. Sie verhält sich völlig gleich, sei der Muskel kontrahiert oder nicht. Diese Erfahrung ist gewiß sehr merkwürdig, insofern sie eine Unabhängigkeit der Erregungswelle von der Struktur zu bedeuten scheint, mit der von vornherein nicht gerechnet werden konnte. Es ist dabei gleichgültig, ob die Verlängerung und Verkürzung des Muskels durch aktive Kontraktion oder durch passive Dehnung zustande kommt³⁾.

Ob im übrigen die Negativitätswelle bei Spannungs- und Längenzuckung gleich ist, ist mehrfach untersucht worden, mit den neuesten Methoden jedoch noch nicht.

Sehr charakteristisch für die Ergebnisse ist die Angabe von BURDON SANDERSON, die hier stehen mag: „Im Laufe der vorliegenden Untersuchung ist viel Zeit darauf verwendet worden zur Untersuchung des Einflusses mechanischer Verhältnisse auf die Kurvenform. Ich habe aber eigentlich nichts anderes finden können, als daß curarisierte Muskeln sehr großen Veränderungen der Form oder der Spannung unterworfen werden können, ohne daß sich die elektrische Reaktion wesentlich ändert. In den vorhergehenden Abschnitten habe ich gezeigt, wie leicht es ist, mit der angegebenen genauen Untersuchungsmethode die Einwirkungen z. B. der Temperatur zu demonstrieren. Wendet man die gleiche Methodik

¹⁾ PIPER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 129. S. 145. 1909.

²⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 59, S. 12. 1913.

³⁾ HIERONYMUS, K. E.: Inaug.-Dissert. Marburg 1913; Zeitschr. f. Biol. Bd. 60, S. 29.

dazu an, die Wirkung von Spannung und Belastung zu untersuchen, so sind die Resultate völlig negativ. Ein Unterschied zwischen isometrischer und isotonischer Kontraktion ist nicht zu entdecken, auch Anschlags- und Überlastungszuckungen geben keine Veränderung.“

BERNSTEIN und TSCHERMACK unterwarfen die gleiche Frage nochmals einer sehr genauen Prüfung. Sie machen bei ihrer Auseinandersetzung darauf aufmerksam, daß es kaum möglich ist, Spannungsänderungen während des Vorbeilaufens der Kontraktionswelle zu verhindern, während der eine Teil des Muskels sich kontrahiert, wird der andere gedehnt¹⁾.

Sie fanden den Gipfel der Negativität in beiden Fällen (isometrisch und isotonisch) gleich, wie das nicht anders zu erwarten, da ja zu dieser Zeit die Kontraktion des Muskels noch gar nicht erhebliche Werte erreicht hat. Im abfallenden Teil ließ sich dagegen deutlich ein steilerer Abfall in der isometrischen Kurve erkennen. Die negative Schwankung wäre in diesem Falle also kürzer als im anderen. Immerhin ergeben die Kurven, daß die Unterschiede eben unbedeutend sind; nach den Verff. fallen sie aber sicher außerhalb der Fehlergrenzen. In einer weiteren Versuchsreihe untersuchten die Autoren die negative Schwankung bei isotonischer Kontraktion; es erfolgte die Belastung aber nicht durch Anhängen eines Gewichtes in der Längsrichtung, sondern durch Auflegen eines verschieden gespannten Bandes in der Querrichtung. Bei diesem Versuchsverfahren ergeben sich nun sehr deutliche Unterschiede (gleichzeitige Aufnahme der Dickenkurve). Abb. 150 stellt die Ergebnisse dar. Es findet sich in dem aufsteigenden Teil und in der Gipfelhöhe eine entschiedene Erhöhung der Werte der Negativität, im absteigenden Teile eine Tendenz zur Erniedrigung.

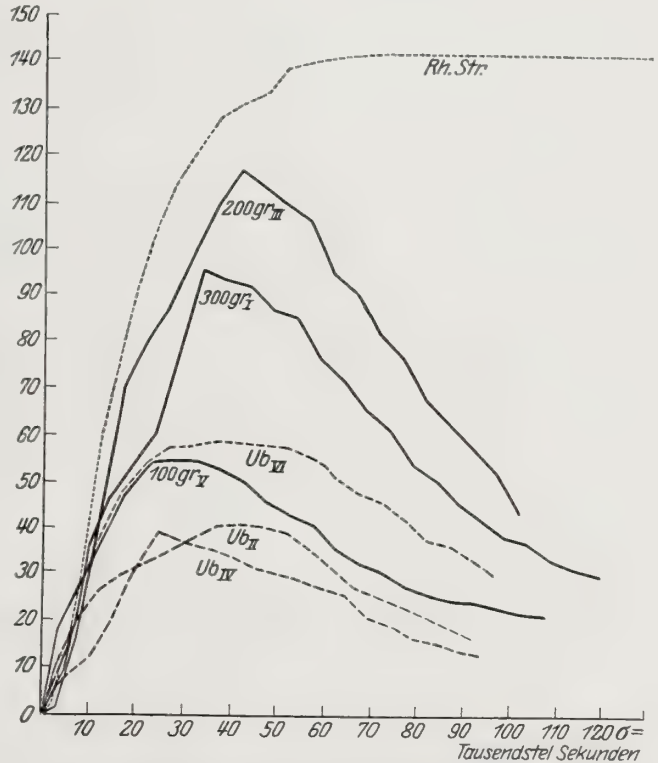


Abb. 150. Negative Schwankung bei verschiedener Belastung, gemessene (nicht korrigierte) Capillarelektrometerkurven. ——— Belastet. - - - - - Unbelastet. Eichungskurve bei Einschaltung konstanten Stroms. (Nach BERNSTEIN und TSCHERMAK.)

Die aus den Versuchen zu ziehenden theoretischen Resultate resümieren die Verf. folgendermaßen: „Die lokale (wie die allgemeine) Dauerbelastung oder Dauerspannung versetzt den Muskel in einen Zustand, in welchem er bis zu einer gewissen Grenze auf einen maximalen Reiz hin mit einer an Gipfelhöhe wie Flächeninhalt größeren negativen Schwankung und mit erhöhter Zuckungsarbeit reagiert, und zwar wächst mit dem Grade der Dauerbelastung die Arbeit verhältnismäßig rascher, erreicht aber erst später ihr Maximum. Die verstärkte mechanische Leistung selbst ist mit einer Abnahme und wohl auch Verkürzung der negativen Schwankung verknüpft.“ Einen Vergleich der negativen Schwankung und der mechanischen Arbeit gibt nachstehende Tabelle.

Die Verf. schließen aus ihren Versuchen: „daß der der negativen Schwankung zugrunde liegende Prozeß einen Teil desjenigen Stoffwechselvorganges darstellt,

¹⁾ Siehe über die genaue Untersuchung dieser Frage: BETHE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 157. 1923.

Tabelle 3. Verhältnis von negativer Schwankung und mechanischer Arbeit nach BERNSTEIN und TSCHERMACK.

Belastung	19,3 g	119,3 g	219,3 g	319,3 g
Negative Schwankung, Gipfelhöhe	100%	154,7%	210,2%	185,1%
Arbeit	100%	170,5%	235,1%	427,8%

welcher anpassungsweise mit der Belastung wächst und welcher in toto in der gemessenen Wärme zum Ausdruck kommt“.

SAMOJLOFF äußert sich über das gleiche Problem besonders in Hinblick auf die Aktionsströme summierter Zuckungen. Die Verkürzung bei der isotonischen Kontraktion übt einen hemmenden Einfluß auf die Größe der elektrischen Schwankungen (SAMOJLOFF untersuchte am unverletzten Muskel) aus. Der durch die erste Zuckung in Kontraktion versetzte Muskel befindet sich bei der zweiten Zuckung im Zustande der Selbstunterstützung: verhindern wir diese, so fällt die Verminderung weg. Siehe über diese Frage auch die Versuche von FORBES und GREGG¹⁾.

Im ganzen kann kaum bezweifelt werden, daß das Problem des Zusammenhanges zwischen mechanischer Leistung und negativer Schwankung ein sehr schwieriges ist. Daß keine vollkommene Lösung erreicht ist, geht aus dem Beschriebenen hervor. Eine Erneuerung der Versuche von BERNSTEIN und TSCHERMACK mit der besten zu gewinnenden Methodik erscheint danach sehr erwünscht.

Die Latenz des elektrischen Effektes ist sehr kurz, d. h. die Entwicklung der Negativität an der gereizten Stelle selbst geht sehr rasch vor sich. BOURDON-SANDERSON²⁾ gibt sie auf Null an. GARTEN³⁾ findet bei Versuchen an abgekühlten Muskeln (0 bis -5°), daß der Strom trotz sehr empfindlichen Meßinstruments (Capillarelektrometer) noch kurze Zeit nach der Reizung unter der Schwelle der Wahrnehmbarkeit bleiben kann. Er hält also die Möglichkeit einer wahren elektrischen Latenz für bestehend.

F. KLEINKNECHT⁴⁾ gibt in seiner Abhandlung über den Zusammenhang zwischen mechanischer und elektrischer Latenz keine besonderen Angaben in dieser Richtung, sondern zitiert nur die GARTENSchen Worte. Sobald die Ableitungs- und die Reizstelle nicht mehr zusammenfallen, wird die Latenz des Einsetzens des elektrischen Effektes ganz von der Leitungszeit beherrscht.

Die bei direkter Muskelreizung gefundenen Resultate sind auf den indirekt gereizten Muskel übertragbar unter der Bedingung, daß die Nervenendigungen nicht ganz gleichmäßig in den verschiedenen Teilen des Muskels verteilt liegen. Die theoretischen Grundlagen sind von PIPER (l. c.) genauer besprochen worden. HERMANN nahm die Existenz eines nervösen Äquators an, von dem aus die Erregung nach den beiden Muskelenden hin lief. Man kann nach dieser Vorstellung die entstehenden Stromkurven erklären. Der nervöse Äquator ist nur mit Annäherung vorhanden, d. h. die Nervenendigungen liegen nicht in einer beschränkten Zone, sondern sie verteilen sich auf ein ziemlich weites Gebiet des Muskels. Wenn man annimmt, daß alle Nervenenden gleiches Gewicht hätten, so könnte man einen Schwerpunkt konstruieren und sich denken, daß die Erregung von diesem auslief, dann wird man im großen ganzen ein richtiges Bild von dem Stromverlaufe erhalten (PIPER).

Es ist aus der Anatomie bekannt, daß jeder Muskel motorische Innervation aus mehreren Segmenten des Rückenmarkes bezieht, ja es wird angenommen, daß jede Faser aus zwei Segmenten die Innervation erhält. A. SAMOJLOFF⁵⁾ untersucht die Aktionsströme des Gastrocnemius vom Frosch bei Reizung beider den Muskel innervierenden Wurzeln und bei

¹⁾ FORBES u. GREGG: Americ. Journ. of physiol. Bd. 39, S. 194. 1915.

²⁾ BOURDON-SANDERSON: Journ. of physiol. Bd. 18, S. 148. 1895.

³⁾ GARTEN: Leipziger Abhandl., mathem.-physikal. K., Bd. 26, S. 331.

⁴⁾ KLEINKNECHT, F.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 5. 1924.

⁵⁾ SAMOJLOFF, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 691. 1924; Bd. 210, S. 116. 1925.

Reizung einer. Er findet, daß die Aktionsströme bei Reizung beider Wurzeln gleichzeitig nichts anderes sind als die Summe der bei Reizung der einzelnen zu erhaltenden. Es sind also die Muskelfasern, die von der einen und von der anderen Wurzel innerviert werden, praktisch vollkommen getrennt, was auch daraus hervorgeht, daß bei Doppelreizung der beiden Wurzeln hintereinander ein Refraktärstadium nicht nachgewiesen werden kann, und daß man den Muskel durch Reizung einer Wurzel in einem Teil ermüden kann, während der andere, von einer anderen Wurzel innervierte Teil, völlig frisch bleibt.

Aus dem über den nervösen Äquator Gesagten geht hervor, daß die Aktionsströme, die man bei Ableitung von der Mitte eines Muskels bei indirekter Reizung erhält, meist unregelmäßig sind und sich nicht ohne weiteres den Regeln zu fügen brauchen. Es ist daher die Vorschrift, bei Versuchen über indirekte, reflektorische und willkürliche Reizung die Aktionsströme so abzuleiten, daß der nervöse Äquator sicher nicht zwischen den Elektroden liegt. Die beiden Elektroden werden also ziemlich nahe beieinander an das Ende des Muskels kommen müssen. Man kann dann ziemlich sicher sein, daß man beim Ablaufen einer einzelnen Erregungswelle eine diphasische Schwankung erhält (s. z. B. beim *Triceps surae*).

JUDIN und seine Mitarbeiter¹⁾ wollen ganz andere Kurvenformen des Aktionsstromes für normal erklären, als bisher üblich. Ihre Kurven sind vielphasisch, sie unterscheiden Aktionsströme erster bis vierter Ordnung.

Die von diesen Autoren abgebildeten Kurven fallen gänzlich heraus aus dem Rahmen der sonst gefundenen. Es ist schwer, sich beim Anblick der Meinung zu enthalten, daß hier Schwingungen des periodisch reagierenden Galvanometers eine Rolle spielen. Wenn man das EINTHOVENSCHE Instrument auf die bei Registrierung von Muskelströmen übliche Empfindlichkeit einstellt, so muß man mit einer Periodicität im allgemeinen rechnen. Verf. glaubt sich nicht in der Lage, die JUDINSCHEN Ergebnisse anerkennen zu können.

Genau wie beim Herzmuskel folgt auch beim Skelettmuskel auf jede Erregung eine refraktäre Periode. Nur ist diese außerordentlich kurz. Man muß unterscheiden zwischen absolut und relativ refraktärer Periode. Innerhalb der ersten ist jeder Reiz, mag er noch so stark sein, völlig unwirksam, innerhalb der letzten wirkt der Reiz, wenn er genügend Stärke besitzt. Diese Verhältnisse sind vielfach untersucht worden.

HELMHOLTZ²⁾ leitete dem Nerven eines Muskels zwei rasch folgende maximale Induktionsschläge zu und stellte fest, ob noch eine Summation der Zuckungen erfolge oder nicht. Wenn der zweite Reiz in die Latenzperiode des ersten fiel, so war er unwirksam, fiel er später, so war die entstehende Zuckung größer als bei Anwendung eines alleinigen Reizes. Waren die angewandten Reize untermaximal, so fand auch bei geringerem Abstände der beiden Reize eine Summation statt als Zeichen, daß nach einem untermaximalen Reize eben gar keine absolut refraktäre Phase eintritt.

Seit wir die modernen Methoden der Untersuchung der Aktionsströme besitzen (Capillarelektrometer, Saitengalvanometer), ist die Untersuchung meist unter Berücksichtigung des elektrischen Effektes durchgeführt worden. Zu der Erscheinung der refraktären Periode tritt noch eine weitere, die wenigstens von K. LUCAS als ganz sicher angenommen wird. Im Falle nämlich der zweite Reiz sehr früh fällt und demnach der zweite Effekt ein sehr kleiner ist, ist dieser auch zeitlich verzögert. Es kommt dann zwar zu einer zweiten Erregung, doch fällt diese später, als sie eigentlich kommen sollte. Diese Erscheinung wird von K. LUCAS und seinen Schülern mit dem Namen *irresponsive Periode* belegt. Es muß allerdings auch angeführt werden, daß diese Annahme bestritten wurde von SAMOIJLOFF auf Grund eigener ganz entsprechender Versuche. K. LUCAS gibt z. B. nebenstehende Tabelle, die das Bestehen einer irresponsiven Periode unzweifelhaft erkennen läßt.

SAMOIJLOFF³⁾ gibt der Sache eine andere Darstellung, die durch Abb. 151 hervorgeht. In diesem Schema bedeutet 0 den Zeitpunkt der ersten Erhebung bei Einwirkung beider Reize, 1, 2, 3, 4, 5 die Momente der Erhebung der Stromkurve bei alleiniger Wirkung des zweiten Reizes, 2', 3', 4', 5' sind die

Tabelle 4. Ischiadicus-gastroc. des Frosches 17,5°.

Abstand der Reize in Sek.	Latenz des zweiten Effekts
0,001	—
0,002	—
0,003	0,0051
0,0037	0,0040
0,0050	0,0027
0,0065	0,0023
0,0147	0,0025

¹⁾ JUDIN u. Mitarbeiter: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 527. 1922; Bd. 198, S. 263. 1923; Bd. 203, S. 642. 1924.

²⁾ HELMHOLTZ: Monatsber. d. Berlin. Akad. 1854, S. 328.

³⁾ SAMOIJLOFF: Zentralbl. f. Physiol. 1910, S. 50.

Zeitpunkte der Erhebung des zweiten Höckers in der kombinierten Kurve (1 mm des Kästchennetzes = 10^{-4} Sek.). Es ist ersichtlich, daß der zweite Höcker, das erste Anzeichen des beginnenden zweiten Aktionsstromes, immer zu spät erscheint, jedoch besteht

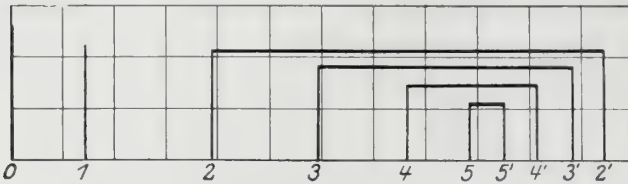
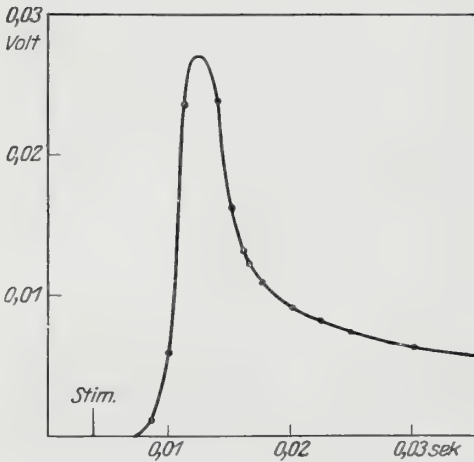


Abb. 151. Stelling des Reizes zum Effekte bei Doppelreiz. (Nach SAMOIJLOFF.)

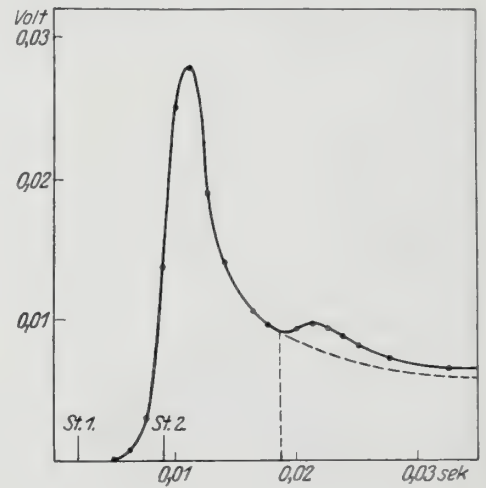
keine feste irresponsive Periode, sondern die Punkte 2, 3, 4, 5 fallen nicht zusammen. Da die irresponsive Periode also gar keine feste Zeit ist, sondern auch wieder ihrerseits von dem Abstände der beiden Reize abhängt, so glaubt sich SAMOIJLOFF nicht für berechtigt, diesen Begriff anzunehmen, und wendet sich gegen ihn.

Aus den Arbeiten von K. LUCAS lassen sich nun die für die relative

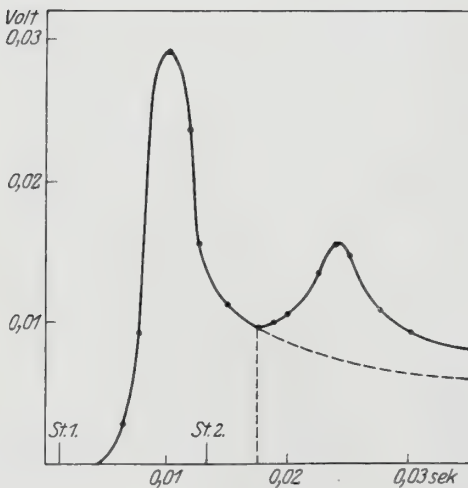
Refraktärperiode typischen Kurven entnehmen, zugleich haben wir hier eine Reihe von Beispielen für das Aussehen der korrigierten Capillarelektrometerkurven (Abb. 152). Die Abbildungen zeigen, daß der zweite Aktionsstrom im absteigenden Aste als sehr kleine Er-



a



b



c

Abb. 152 a—c. Korrigierte Capillarelektrometerkurven bei einphasischer Ableitung. Bei einfacher (a) und mehrfacher Reizung (b u. c). St. 1. St. 2. bedeutet den Reizmoment. (Nach LUCAS.)

hebung zuerst sichtbar wird und daß erst bei sehr viel größerem Abstände der Reize die Form des zweiten Aktionsstromes sich der des ersten nähert. In den Kurven ist ferner die irresponsive Periode deutlich. K. LUCAS hat sie direkt zum Beweise dieser veröffentlicht. Bei der Temperatur, bei der die Kurven gemacht sind, ist die relativ refraktäre Phase des Froschsartorius (12°) nach $\frac{2}{100}$ Sekunden noch nicht abgelaufen. Ein unzweifelhafter

Schönheitsfehler der Capillarelektrometerkurven besteht darin, daß die Negativität so langsam zu 0 zurückkehrt. Verf. glaubt, dies auf die Eigenheiten des Instrumentes zurückführen zu dürfen. Die saitengalvanometrischen Kurven zeigen zwar auch ein relativ langsames Ausklingen der Negativität, doch ist sie nie so gedehnt, wie in den Capillarelektrometerkurven. Im letzten Teil der Kurve ist offenbar die Berechnung der Potentialdifferenz sehr viel unsicherer als im ersten Teil, es ergibt sich dies ja auch aus der Theorie der Korrektur.

In Abb. 153 sind die gleichen Verhältnisse für die Ableitung vom unverletzten Sartorius (diphasische Ableitung) gegeben. Auch hier fällt in der korrigierten Kurve auf, daß die zweite Phase des Aktionsstromes sehr flach ist.

Die Erscheinungen, die der irresponsiven Periode entsprechen, d. h. die Verzögerung des zweiten Aktionsstromes (die ja auch SAMOIJLOFF ebenso findet wie K. LUCAS), findet man genau so beim direkt gereizten Muskel wie bei indirekter Reizung. K. LUCAS hat in Erweiterung seiner Experimente Versuche gemacht zur Aufklärung des Wedensky-Effektes. Er konnte erweisen, daß ein während der refraktären Periode fallender Reiz das Refraktärstadium *nicht* affiziert. Es gilt dies sowohl für direkte wie für indirekte Muskelreizung. Nur in dem Falle tritt eine Störung ein, daß der zweite Reiz genügend spät fällt, um im Nerven eine fortgeleitete Erregung hervorzurufen, die aber noch nicht imstande ist, auf den Muskel überzugehen, weil dieser noch refraktär ist. Wenn also zwei Reize indirekt so den Muskel treffen, daß eine Summation erfolgt, so wird ein dazwischen eingeschalteter nur dann eine Hemmung des zweiten Effektes hervorbringen, wenn er noch im Nerven eine Erregungswelle erzeugt, aber nicht im Muskel¹⁾.

Von zwei einander folgenden Reizen ergibt sich der Übergang zu einer längeren Folge leicht. Läßt man eine Reizreihe wirken, so wird jeder Reiz eine Erregung produzieren, wenn er nicht in die refraktäre Phase fällt. Ist die Frequenz der Reize gering, so wird der Muskel nach jeder Erregung schon aus der relativ refraktären Periode herausgetreten sein und es wird jede einzelne Erregung der Reihe der normalen Einzelerregung gleichen. Rücken die Reize näher aneinander, so wird der Erfolg nach und nach kleiner werden, doch werden wir für jeden Reiz noch eine Negativitätswelle erhalten, bis wir ein Maximum erreichen, bei dem der nachfolgende Reiz in die für seine Stärke refraktäre Periode fällt, und dann muß es zum Ausfalle von Erregungswellen kommen.

Diese theoretisch zu erwartenden Erscheinungen kann man nun durchaus auch im Experimente finden. Es gibt eine Maximalfrequenz, bis zu der man die Erregungsfrequenz des Muskels hinaufreiben kann; reizt man schneller, so wird eine Zahl der Reize aus der Reihe unwirksam. Es kommt nicht mehr zu einem „Folgen“ der Muskelsubstanz, sondern es bildet sich ein langsamerr, meist etwas unregelmäßiger Rhythmus aus, bei dem ein größerer Teil der Reize unwirksam bleibt. Diese Maximalfrequenz ist vielfach untersucht worden. Sie hängt ganz wesentlich von der Temperatur des Muskels und von der Art desselben ab. Die Grenze ist immer unscharf, schon deswegen, weil auch die Ermüdung eine große Rolle spielt und in vermindernendem Sinne wirkt. Eine Ermüdung ist bei solchen Reizfolgen gar nicht auszuschalten.

Froschmuskulatur. Winterfrösche 150/Sek., Sommerfrösche 200–250/Sek.²⁾

Muskulatur von Warmblütern. Hier liegen die Frequenzen allgemein viel höher. BERNSTEIN behorchte den Muskelton beim Kaninchen und fand ihn bis 700/Sek. unisono mit

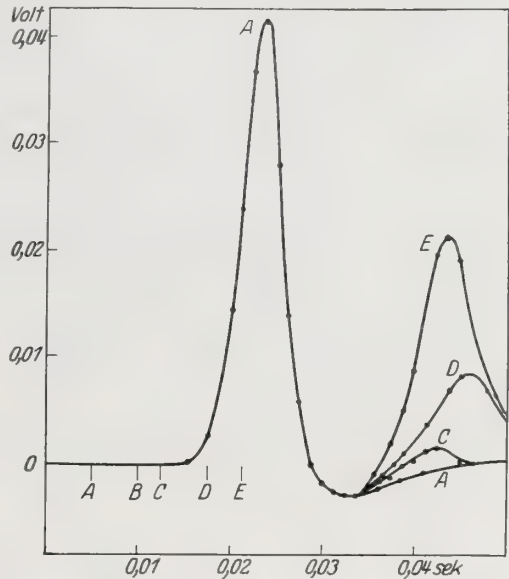


Abb. 153. Das gleiche wie Abb. 152, nur Ableitung vom unverletzten Muskel. Der Reiz B fällt in die absolut refraktäre Phase. (Nach LUCAS.)

¹⁾ LUCAS, K.: Journ. of physiol. Bd. 41, S. 46ff.

²⁾ BUCHANAN, FL.: Journ. of physiol. Bd. 27, S. 95. 1901. — BERITOFF, I.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 125. 1913. — HÖBER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 177, S. 307.

der Reizung. Reizte er mit 1000 Sek., so wurde der Ton eine Oktave oder Quinte tiefer als der Reizton. LOVEN findet ebenfalls Frequenzen bis 700 Sek. STERN fand bis 365 Übereinstimmung.

HOFFMANN¹⁾ registrierte die Aktionsströme des Menschen (Handbeuger bei Reizung des Medianus) mit dem EINTHOVENschen Galvanometer. Hier liegen die Frequenzen entschieden wesentlich niedriger. Es läßt sich ein Mitgehen bis zu einer Frequenz von 300 Sek.

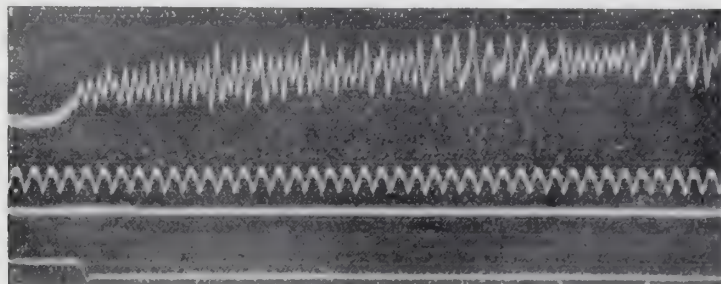


Abb. 154. Sommerfrosch, Semitendinosus. Reizfrequenz 200 Sek. Erregungsrhythmus manchmal folgend, manchmal halbierend. Zeit in $\frac{1}{100}$ Sek. (Nach BERITOFF.)

finden, darüber hinaus kommt es zu einer starken Unregelmäßigkeit der Kurven und zu häufiger Halbierung. HÖBER²⁾ untersuchte das gleiche Objekt mit Telephon unter Zwischenschaltung eines Verstärkers. Seine Resultate sind sehr klar.

50 Schwingungen:	lauter Brummtton.
100	„ : Ton wie der eines Cellos.
160	„ : höherer lauter Ton, unisono mit dem Erregerton.
256	„ : Ton etwas tiefer als der Erregerton, Geräusch beigemischt.
210	„ : Ton mit Geräusch, Ton von der Höhe des Erregertons.
512	„ : lautes Geräusch.
256	„ : Ton mit Geräusch, tiefer als der Erregerton.
100	„ : lauter Celloton.
850	„ : lautes schabendes Geräusch.

Die Maximalfrequenz liegt also bei der Untersuchung mit dem Telephon noch etwas tiefer als bei der Untersuchung mit dem Galvanometer, was sich zwanglos so erklären dürfte, daß bei galvanometrischer Registrierung immer der allererste Anfang einer Reizperiode aufgenommen wird, schon um den unangenehmen Reizzustand zu verkürzen, und daß dann die Verhältnisse für Ausschaltung der Ermüdung am allergünstigsten sind. Nach wenigen Sekunden stellt sich ein stationärer Zustand ein, in dem die Maximalfrequenz etwas niedriger liegt. An und für sich ist diese immer noch zu hoch für eine günstige Wirkung unserer Muskulatur.

Reizt man den Muskel mit so frequenten Reizen, daß an sich nicht zu erwarten steht, daß er ihnen zu folgen vermag, z. B. mit 500 oder 1000 pro Sekunde, so bleibt doch die Reaktion typisch rhythmisch, und sie ist bei allen diesen verschiedenen Frequenzen in ihrer Art ganz gleich. Besonders gut läßt sich dies bei Reizung mit dem konstanten Strome erweisen. Es tritt in solchem Falle ein Rhythmus im Muskel auf, der, da er von außen nicht bewirkt sein kann, den Namen „*Eigenrhythmus*“ trägt³⁾. Dieser Eigenrhythmus hat das Eigentümliche, daß er durch die Art der Reizung *nicht* beeinflusst wird. Er ist gleich, verwendet man konstanten Strom, Anlegung eines Querschnittes, sehr hochfrequente Ströme. Bei Reizung mit dem konstanten Strome entstehen die Erregungen an der Kathode und pflanzen sich mit der Geschwindigkeit der Erregungswellen fort. Der Rhythmus wird nicht beeinflusst durch verschiedene Belastung, verschiedene Stärke des erregenden Stroms, auch Ermüdung hat sehr geringe Wirkung

¹⁾ HOFFMANN, P.: Rubners Arch. 1909, S. 430.

²⁾ HÖBER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 177, S. 307.

³⁾ GARTEN, S.: Abh. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., mathem.-physikal. Kl., Bd. 26, S. 333. 1901.

auf ihn. Froschmuskeln, deren Nerven 4 Wochen vorher durchgeschnitten waren, zeigten keine Veränderung. Bei Winterfröschen beträgt die Frequenz etwa 60 pro Sekunde, bei Sommerfröschen etwa 100 pro Sekunde bei Zimmertemperatur. Mit der Temperatur ändert er sich nach der R.G.T.-Regel Q etwa gleich 2^1).

Ganz ausgezeichnet schöne Eigenrhythmen lassen sich an der Muskulatur der Schildkröte bei Reizung mit dem konstanten Strome gewinnen. Hier ist der Eigenrhythmus langsamer als beim Frosch. Bei 20° findet man im Winter eine Periodendauer von 26–30 Sigma, im Sommer bei gleicher Temperatur 16 bis 25 Sigma.

Die Rhythmik ist bei den Schildkröten so vorzüglich, daß man während der Perioden eine Untersuchung über die Wirkung von Extrareizen anstellen kann. Es läßt sich so nachweisen, daß der Muskel während des aufsteigenden Astes der Negativität refraktär ist. Submaximale Reize wirken um so später im absteigenden Teil, je schwächer sie sind (relativ refraktäre Periode). Eigenartig ist die Wirkung eines Induktionsschlages auf die Muskulatur zu der Zeit, in der die glatten Wellen nach der Stromschliebung schon abgelaufen sind, der Muskel aber noch mit dem konstanten Strom durchströmt wird. Der Induktionsschlag löst wieder eine Reihe von Eigenrhythmen aus²).

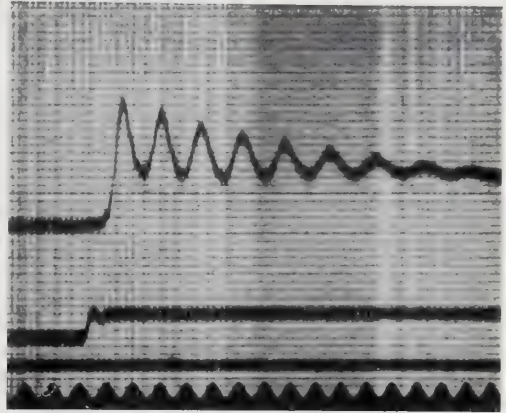


Abb. 155. Eigenrhythmus des Omohyoideus der Schildkröte bei Durchströmung mit Strom von 6 Akkumulatoren. Temperatur 16° . (Nach DITTLER und OIMUNA.)

Es geht aus dem Angeführten hervor, daß der Eigenrhythmus nicht identisch ist mit dem Maximalrhythmus. Dieser letztere liegt unzweifelhaft höher. Der Muskel kann durch entsprechend starke oscillatorische Reize über seinen Eigenrhythmus hinaus zu Oszillationen angetrieben werden.

Eine besondere Beachtung verdient, daß bei der Anwendung von Zeitreizen sich ebenfalls Eigenrhythmen des Muskels leicht bilden [P. HOFFMANN³, K. ISHIMORI⁴].

Die Eigenrhythmen der Warmblütermuskulatur sind nur von GARTEN⁵) untersucht worden. Die Abb. 156 gibt die GARTENschen Resultate für Nerv und Muskel des Warmblüters bei verschie-

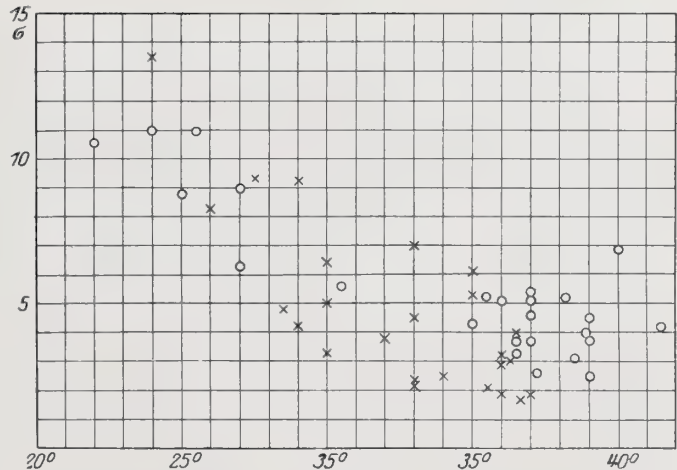


Abb. 156. Dauer der Rhythmusperioden im Nerv und Muskel beim Warmblüter. x Nerv, o Muskel. (Nach GARTEN.)

¹) DITTLER u. TICHOMIROW: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 105, S. 111. 1908.

²) DITTLER, R. u. OIMUNA: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 139, S. 279. 1911.

³) HOFFMANN, P.: (Erzeugung der Zeitreize mit dem v. Kriesschen Rheonom.) Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910, S. 247.

⁴) ISHIMORI, K.: (Erzeugung der Zeitreize durch verzögerte Kondensatorentladung.) Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 134, S. 143. 1912.

⁵) GARTEN: Zeitschr. f. Biol. Bd. 52, S. 534.

denen Temperaturen wieder. Es ist ersichtlich, daß auch bei gleicher Temperatur der Eigenrhythmus des Warmblütermuskels deutlich schneller ist als der des Kaltblütermuskels.

Bei den Versuchen über die Reaktion des Muskels auf Reize verschiedener Form ist die im Mittelpunkt des Interesses stehende Frage immer folgende: „Ist es möglich, durch Veränderung des Reizes auch eine veränderte Reaktion des Muskels herbeizuführen, oder kann man nur erwirken, daß der Muskel die ihm innewohnende Erregung (Zuckung oder Einzelerregung) vielfach wiederholt?“ Das bisher vorliegende Material scheint in dem Sinne zu sprechen, daß der Muskel eine ihm innewohnende Form der Erregung besitzt und daß er von dieser nicht abgeht. In dieser Richtung sind die Versuche von HOFFMANN¹⁾ und ISHIMORI²⁾ ja ziemlich eindeutig. Man muß aber bedenken, daß unseren Registrierinstrumenten noch Mängel anhaften und daß mit weiterer Verfeinerung es wohl möglich ist, daß diese im groben sicher richtige Regel eine Einschränkung erfahren wird. Sichere Anhaltspunkte in dieser Hinsicht sind allerdings noch nicht vorhanden.

Die *Fortleitung der Negativitätswelle* erfolgt mit der gleichen Geschwindigkeit wie die der Kontraktionswelle. Ein Dekrement ist im herausgeschnittenen Muskel praktisch immer vorhanden³⁾. Es kann sehr bedeutend sein, so daß z. B. die Erregungswelle zwischen den beiden Ableitungselektroden erlischt [s. z. B. HOFFMANN⁴⁾]. Reflexionen der Negativitätswellen sind bisher für den Muskel nicht beschrieben worden (s. Nerv). Ein im Muskel irgendwie erzeugter idiomuskulärer Wulst wird von einer Erregungswelle nicht überschritten. Besonderes Interesse bieten die Fälle, in denen zwei Erregungswellen sich in der Muskelfaser begegnen. Es läßt sich auf Grund der Experimente sagen, daß maximale Erregungswellen beim Zusammentreffen erlöschen, eine Addition der Negativitäten findet nicht statt, die beiden Wellen fließen gewissermaßen zusammen und verschwinden dann. Untermaximale laufen übereinander hinweg, es findet eine teilweise Addition der Negativitäten statt. Sie erfahren aber fast immer eine Schwächung, die um so erheblicher ist, je näher die Welle in ihrer Größe der maximalen kommt⁵⁾.

Diese Verhältnisse sind kürzlich (1925) auch durch Beobachtung des mechanischen Erfolges mehrfacher Reizung im BETHESchen Laboratorium bestätigt worden [FISCHER⁶⁾].

Die *Länge der Erregungswelle* (Negativitätswelle) ist auch bei gleicher Temperatur bei verschiedenen Muskeln verschieden. Der Aktionsstrom der weißen Muskeln der Warmblüter ist merklich kürzer als der der roten. Das Verhältnis ist etwa wie 3 : 4, die Geschwindigkeit der Fortpflanzung, wie sie sich aus dem Aktionsstrom ergibt, ist umgekehrt 4 : 3⁷⁾. Der Musculus hypoglossus, der deutlich träger zuckt als die der Sartorius, hat einen gedehnten Aktionsstrom. Anstiegszeit 0,0088 Sekunden gegen 0,0063 Sekunden beim Sartorius⁸⁾.

Die Wirkung der Ermüdung auf den Aktionsstrom ist von v. BRÜCKE⁹⁾ einer genauen Analyse unterzogen worden.

v. BRÜCKE untersucht den Aktionsstrom mit Hilfe des Capillarelektrometers und zugleich die Dickenkurve des Muskels. Ebenso wie die mechanische Leistung des Muskels bei einer Zuckung anfangs zunimmt (Treppe), so nimmt auch der Aktionsstrom an Größe zu. Während der Ermüdung vermindern sich sowohl Aktionsstrom wie Zuckung. Bei kräftigen Muskeln bleibt der Aktionsstrom verhältnismäßig zurück in der Größenverminderung. Im Laufe eines Tetanus dagegen nehmen die elektrischen Oszillationen sehr rasch an Höhe ab, trotz bestehenbleibender kräftiger Kontraktion.

BERITOFF¹⁰⁾ konnte die Ergebnisse von v. BRÜCKE bestätigen; er konnte darüber hinaus noch folgendes feststellen: Nach gänzlicher Ermüdung des elektrischen und mechanischen Effektes wird durch kurze Erholung von ca. 1 Sekunde Dauer der elektrische Effekt viel

1) HOFFMANN, P.: Zitiert auf S. 717.

2) ISHIMORI: Zitiert auf S. 717.

3) Der normale Muskel zeigt dagegen kein Dekrement der Erregungswelle. (L. HARMANN: Handbuch Bd. I, S. 224. 1874.)

4) HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 61, S. 311. 1913.

5) HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 58/59, S. 23. 1912. — DITTLER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150. 1913.

6) FISCHER, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, S. 79. 1925.

7) KOHLRAUSCH, A.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912, S. 283.

8) BABKIN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 125, S. 2595. 1908.

9) v. BRÜCKE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124, S. 215. 1908.

10) BERITOFF, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 191. 1924.

stärker als der mechanische wiederhergestellt. An diese Ergebnisse knüpft BERITOFF theoretische Vorstellungen über die Grundursachen des elektrischen und mechanischen Effektes, die darauf hinauskommen, daß der elektrische Effekt nicht von der Bildung derjenigen Spaltungsprodukte abhängig sei, durch die die Kontraktion hervorgerufen wird.

b) Aktionsströme veränderter und vergifteter Muskeln.

Muskeln von Fröschen, die durch Trockenhaltung 15–20% ihres Gewichtes verloren haben, reagieren auf einen Einzelinduktionsschlag mit einem Tetanus im Eigenrhythmus des Muskels. An sich ist aber in solchem Falle die elektrische Schwankung nicht verändert gegenüber denen, die der Muskel normal bei konstanter Durchströmung zeigt¹⁾.

Unter den Muskelgiften bewirkt, wie seit langem bekannt, besonders *Veratrin* eine charakteristische Veränderung der Aktionsstromkurve. Die Zuckungskurve des Muskels wird in der Weise verändert, daß sich an die gewöhnliche Zuckung eine langdauernde Verkürzung schließt. Die Form der nach der Zuckung folgenden Dauerverkürzung hängt in sehr weitem Maße ab von der Vergiftungsdosis, von der Zeit der Einwirkung, von dem Ionengehalt der Lösung, in der die Vergiftung erfolgt [s. hierüber die Arbeiten von LAMM²⁾]. Man kann nach LAMM die Vergiftungsdosen am besten beherrschen, wenn man das *Veratrin* nicht dem Tiere einspritzt, sondern es auf den herausgeschnittenen Muskel wirken läßt. Es ist dann möglich, die entsprechende Kurvenform, die einer bestimmten Vergiftungsdosis zu einer bestimmten Zeit entspricht, mit voller Sicherheit immer wieder herzustellen, was andernfalls große Mühe macht. LAMMS Versuche zeigen, daß die gewöhnlich verwandten Dosen viel zu groß sind, um die günstigste Wirkung zu erzielen.

Aus Versuchen von GARTEN ist bekannt, daß die verlängerte Kontraktion mit einem Aktionsstrom einhergeht. An eine negative Schwankung oder (je nach Ableitungsart) einen diphasischen Aktionsstrom, wie er für die erste Zuckung eigentümlich ist, schließt sich eine zweite, sehr langgedehnte, die mit der *Veratrincontractur* zusammenhängt. Es ist GARTEN aufgefallen, daß die negative Schwankung in manchen Fällen noch sehr bedeutend war, wenn die mechanische Kontraktion sehr gering ausfiel (Wirkung der Ermüdung, die bei *Veratrin*versuchen sehr schwer auszuschließen ist).

HOFFMANN³⁾ wiederholte die Versuche mit dem EINTHOVENschen Galvanometer und konnte feststellen, daß bei Verwendung schwacher Dosen, die den *Veratrineffekt* (durch teilweisen Wegfall der Ermüdung) sehr schön hervortreten lassen, die der *Veratrinkontraktion* entsprechende langgedehnte negative Schwankung deutliche Oszillationen zeigt. Die Oszillationen sind sehr ungleichmäßig. Es ist zweifelhaft, ob es angängig ist, sie mit einem Muskelrhythmus zu identifizieren.

Nimmt man sehr hohe *Veratrin*dosen (die sich nach dem Gesagten zu der Untersuchung weniger gut eignen), so verschwindet allerdings, was sehr wichtig erscheint, der oszillatorische Effekt, wir erhalten dann auch bei Verwendung des Saitengalvanometers völlig glatte Kurven und müssen sagen, daß der Erregungszustand der Muskulatur in diesem Falle wahrscheinlich ein gleichmäßiger ist, es kommt zu Totalerregung der Faser.

Der Übergang von dem oszillatorischen Effekt zum kontinuierlichen ist nun, wie sich nachweisen läßt, ein völlig stetiger. Ermüdung des Muskels erleichtert das Verschwinden der Oszillationen. Dieses kontinuierliche Übergehen erscheint nun vom theoretischen Standpunkt aus sehr wichtig. Die beiden Effekte sind in diesem Falle offensichtlich nicht grundsätzlich verschiedenen Ursprungs. Es kommt beim Eintreten des kontinuierlichen Effektes nicht zu einem *Novum*, sondern der schon vorher vorhandene Effekt wird nur in diesem Sinne weitergebildet. Wir sehen also hier einen Beweis dafür, daß oszillatorische Effekte und stetige elektrische Effekte kontinuierlich ineinander übergehen können und daß demnach kein Grund vorliegt, beide z. B. als Tetanusstrom und Tonusstrom einander gegenüberzustellen.

Im speziellen Falle ist dieser enge Zusammenhang zwischen den beiden Zuständen noch dadurch besonders unterstrichen, daß A. V. HILL⁴⁾ nachweisen konnte, daß die Wärme-produktion der *Veratrincontractur* auch in dem Falle, daß keine oszillatorischen Aktionsströme nachweisbar sind, völlig identisch ist mit der eines Tetanus von gleicher Spannung. HILL untersuchte zwar nicht die Aktionsströme, da er aber starke Dosen anwandte, so ist mit Sicherheit zu entnehmen, daß die Muskeln so vergiftet waren, daß keine Oszillationen mehr auftraten.

¹⁾ DURIG, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97, S. 475. 1903.

²⁾ LAMM: Zeitschr. f. Biol. Bd. 56, S. 223. 1911.

³⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 58. 1912.

⁴⁾ HILL, A. V.: Journ. of physiol. Bd. 56, S. 294. 1922.

Dieser Zusammenhang zwischen dem oszillatorischen und dem nichtoszillatorischen Effekte ist eigentlich das interessanteste an der Untersuchung der Veratrinecontractur. Wir haben hier einen Zustand, der im Inneren offensichtlich dem Tetanus ganz analog ist, der aber nicht mehr mit oszillatorischen Aktionsströmen einhergeht.

Ein weiteres Gift, welches Contractur der quergestreiften Muskeln hervorruft, ist Acetylcholin. RIESSER und STEINHAUSEN stellten sich die Aufgabe, die Aktionsströme bei dieser Contractur zu untersuchen. Die Reizung mit dem Gifte erfolgte in der Weise, daß die Nerveneintrittsstelle des eingespannten Muskels mit einem mit Ringer-Acetylcholin 1 : 100000 befeuchteten Pinsel berührt wurde. Es kommt dann zu einer kräftigen Zusammenziehung des Muskels und zu einem sehr bedeutenden Ausschlag des Galvanometers, der aber absolut keine Oszillationen aufweist. Es ist das Verhältnis also sehr ähnlich dem bei Vergiftung mit Veratrin in hohen Dosen. Die Stromrichtung des auftretenden konstanten Stromes ist so, daß die Nerveneintrittsstelle positiv, das untere Ende des Muskels (*Gastrocnemius* der Kröte) negativ ist. Diese eigentümliche Stromrichtung könnte so erklärt werden, daß man annimmt, daß auch die Acetylcholinecontractur eine Erregungscontractur ist. Wenn man nämlich den Muskel indirekt reizt, so erhält man auch einen Gesamtausschlag des Galvanometers in derselben Richtung.

Mit etwas anderer Methodik ging K. v. NEERGAARD¹⁾ vor. Er durchströmte das Froschbein mit Ringer, dem er Acetylcholin zusetzte. Auch in diesem Falle ergaben sich keinerlei oszillatorische Aktionsströme; wenn sie auftraten, waren sie mit Sicherheit auf fibrilläre Zuckungen der Muskulatur, die bei stärkeren Dosen leicht auftreten, zu beziehen. Der einzige Unterschied gegenüber den Ergebnissen von RIESSER und STEINHAUSEN²⁾ besteht darin, daß er die konstante Ablenkung nicht finden konnte. Er fand also eigentlich überhaupt keinen elektrischen Ausdruck für die Veränderung des Zustandes der Muskulatur. Versuche am verletzten Muskel (Untersuchung der negativen Schwankung) sind offenbar nicht gemacht worden.

Die letzten Untersuchungen der Frage, wie sich die Aktionsströme der quergestreiften Muskulatur bei gifterzeugtem Tonus verhalten, sind von VERZÁR und PÉTER³⁾, BERITOFF und WORONZOFF⁴⁾. VERZÁR und PÉTER untersuchen die durch Aldehyd und Glycerin hervorgerufene Muskelcontractur und finden bei ihr absolut keine Oszillationen des Stromes. BERITOFF und WORONZOW untersuchen die Contracturzustände, die auf Reizung normaler Muskeln im geringen Ausmaße folgen. Sie finden ebenfalls einen oszillationslosen Contracturstrom. VERZÁR und PÉTER machen darauf aufmerksam, daß langdauernde Schwankungen des Galvanometers durch Widerstandsänderung im Muskel bei der Deformation vorkommen.

Die Wirkung der Kohlensäure auf die Aktionsströme des Muskels ist von WALLER⁵⁾ untersucht worden. Allerdings mit Verwendung eines langsam schwingenden Galvanometers. Bei schwacher Vergiftung findet man eine Verstärkung der Ausschläge, bei höheren Dosen tritt Lähmung ein.

c) Die Aktionsströme der Skelettmuskulatur bei natürlicher Erregung.

Die Untersuchung der Aktionsströme bei willkürlicher Erregung wird immer deshalb ein sehr erhebliches Interesse besitzen, weil man annehmen kann, daß man auf diese Weise auch etwas über die zentrale Rhythmik des Nervensystems erfahren wird.

Es muß an den Anfang die Frage gestellt werden; ist diese Annahme berechtigt? Oder sagen die Aktionsströme des Muskels praktisch nichts über die Tätigkeit des Nervensystems aus. Die Untersuchung der Aktionsströme ist speziell beim Menschen verhältnismäßig einfach, wir hätten bei Beantwortung im positiven Sinne eine Möglichkeit, gerade in die Tätigkeit des menschlichen Nervensystems tiefer einzudringen, was natürlich von größtem Werte wäre.

Die Frage kann nicht im ganzen beantwortet werden, sondern wir werden sie in eine Reihe von Teilfragen zerlegen müssen:

Können wir annehmen, daß, im Falle wir aus der Muskelkurve eine bestimmte Anzahl von Erregungswellen herauslesen können, diese Zahl auch

¹⁾ v. NEERGAARD, K.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 512. 1924.

²⁾ RIESSER, O. u. W. STEINHAUSEN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 289. 1922.

³⁾ VERZÁR u. PÉTER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 192. 1925.

⁴⁾ BERITOFF u. WORONZOW: Zeitschr. f. Biol. Bd. 84, S. 415. 1926.

⁵⁾ WALLER, A. D.: Philosoph. transact. of the roy. soc. 1897.

im zuleitenden Nerven bestanden hat? Mit anderen Worten: Ist der Erregungsrhythmus des Muskels im allgemeinen vom Nerven aus imponiert oder handelt es sich um einen eigenen Rhythmus? Da wir einen solchen eigenen Rhythmus kennengelernt haben, so ist ja diese Möglichkeit vorhanden.

Die Frage ist so zu beantworten, daß wir sagen: Mit einigen Einschränkungen können wir aus der Muskelerregungskurve auf die Erregung des Nerven rück-schließen. Nehmen wir die Verhältnisse beim Warmblüter, die hier besonders interessieren, so ist sicher, daß bei indirekter Reizung des Muskels bis zu einer Frequenz von 150–200 in der Sekunde man ohne Schwierigkeit gleichviel Erregungen im Muskel erhält. Wenn wir also eine Kurve von derartig vielen Erregungswellen aus dem Muskel gewinnen, so ist der Rückschluß unbedingt be-rechtigt, daß auch der Nerv ebensoviel Erregungen durchgemacht hat. Werden allerdings höhere Frequenzen benutzt, so ist die im Muskel entstehende Erregungs-

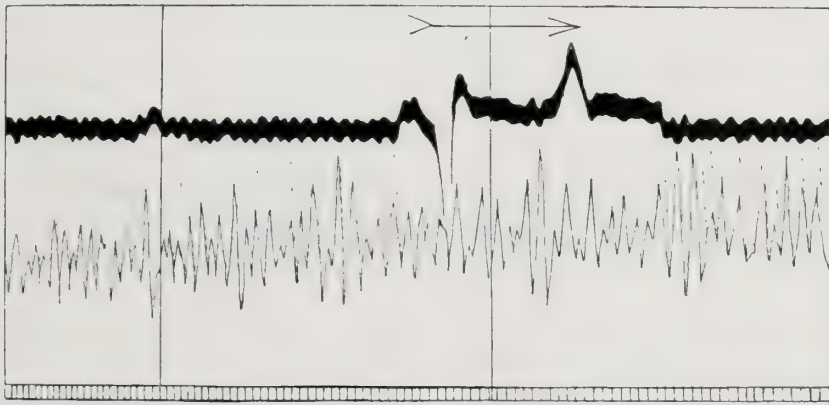


Abb. 157. Aktionsströme von Phrenicus und Zwerchfell bei natürlicher Innervation. Oben Phrenicus, unten Zwerchfellströme. (Nach DITTLER und GARTEN.)

frequenz nicht mehr übereinstimmend mit der Frequenz der Reizung. Es tritt dann der Eigenrhythmus des Muskels hervor, und dann kann natürlich von einem Rückschluß vom Muskel zum Nerven nicht mehr die Rede sein. Im konkreten Falle des Phrenicus und des Zwerchfelles konnte GARTEN nachweisen, daß die Erregung des Nerven und des Muskels die gleiche ist durch gleichzeitige Aufnahme der Aktionsstromkurven beider [Abb. 157¹].

Ferner konnte an einem allerdings schon ziemlich entfernten Objekte (elektrisches Organ von *Malapterurus*) nachgewiesen werden, daß die Frequenz der Innervationen abhängt von der Temperatur des Gehirns, nicht des Organs²). Also auch hier wurde dem Erfolgsorgan der Erregungsrhythmus imponiert. Es wäre hiernach also berechtigt, aus der Aktionsstromkurve, wenn sie einen Erregungsrhythmus von weniger als 150–200 in der Sekunde anzeigt, auf den Erregungsrhythmus des Nerven zu schließen. Aber auch diese Regel bedarf einer gewissen Einschränkung, die man bei Beurteilung von Aktionsstromkurven dieser Art unbedingt kennen muß. Es kann nämlich dem Zweifel unterliegen, ob die willkürlichen Aktionsstromkurven des Menschen nicht ganz bedeutenden Veränderungen unterliegen, je nach der Temperatur, unter der sich der Muskel befindet. FORBES und RAPPELYE³) versenkten den Unterarm ihrer Versuchspersonen in kaltes bzw. heißes Wasser und konnten deutlich feststellen, daß beim Eintauchen in kaltes Wasser die Zahl der Aktionsstromoszillationen absinkt, beim Eintauchen in heißes Wasser dagegen steigt. Da nicht angenommen werden kann, daß durch die Temperaturveränderung des Armes die Zentren zu anderer Tätigkeit gebracht werden, so ist damit erwiesen, daß in diesem Falle der Muskel die ihm zufließenden Erregungen transformiert, daß also der aus den Muskelströmen heraus-

¹) DITTLER u. GARTEN: Zeitschr. f. Biol. Bd. 58, S. 480. 1912.

²) GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. Physiol. Bd. III, 2, S. 170ff.

³) FORBES, A. u. RAPPELYE: Americ. journ. of physiol. Bd. 42, S. 228. 1917.

zulesende Erregungsrhythmus nicht identisch ist mit dem von den Zentren produzierten. Vor den Versuchen der amerikanischen Autoren hatte schon FAHRENKAMP auf den gleichen Vorgang hingewiesen.

Nach im Laboratorium des Verf. durchgeführten Versuchen von LIEBER¹⁾ müssen aber doch die Angaben von FORBES und RAPPELYE einer Korrektur unterzogen werden. Wenn man nicht die willkürliche, sondern die künstliche Innervation beim Menschen einführt, indem man die zu den untersuchten Muskeln ziehenden Nerven mit Induktionsströmen reizt, so zeigt sich eine erstaunliche Unabhängigkeit der Aktionsströme von der Temperatur, in der man den Arm hält. LIEBER ging in seinen Abkühlungsversuchen so weit, daß er wochenlang nachher noch teilweise sensible Lähmung beobachten konnte. Trotzdem änderten sich die Aktionsströme bei Reizung bis zu einer Frequenz von 250 in der Sekunde nicht. Eher wurden sie bei abgekühltem Muskel noch regelmäßiger. Auch war in Versuchen von LIEBER der Einfluß der Abkühlung auf den willkürlichen Tetanus keineswegs so erheblich, wie ihn FORBES und sein Mitarbeiter angeben²⁾.

Das Regelmäßigerwerden könnte darauf beruhen, daß reflektorische Einflüsse sowie gleichzeitige willkürliche Kontraktion bei starker Abkühlung der Muskeln verschwinden.

Es enthält somit der Rückschluß von den Aktionsströmen der Muskeln auf die der Zentren immer etwas Hypothetisches. Restlos erlaubt scheint mir dieser Schluß dann zu sein, wenn man feststellen kann, ob eine Erregungsfrequenz, die man an einer Stelle im Nervensystem künstlich hervorgerufen hat, an anderer Stelle motorisch wieder auftaucht. Z. B. bei der Frage, bis zu welcher Frequenz Eigenreflexe durch das Rückenmark hindurchgesandt werden können. Hier reize ich einen sensiblen Nerven mit der Frequenz von, sagen wir, 100 in der Sekunde, und finden wieder, daß der Muskel in 100 Erregungen schwingt. Dieses Verfahren kann natürlich für alle Reflexuntersuchungen verwendet werden. Ferner halte ich diesen Schluß für voll berechtigt im Falle, daß die Erregungswellen eine gleichmäßige Aktionsstromkurve erzeugen. Das ist nun bei der willkürlichen Innervation so gut wie nie der Fall. Siehe z. B. den Unterschied gegenüber dem Strychninrhythmus beim Warmblüter.

Betrachten wir nun die *Tatsachen*, die für die willkürlichen Aktionsströme beschrieben worden sind. PIPER³⁾, der als erster mit den heute üblichen Methoden diese Frage angriff, kommt zu dem Schlusse, daß normalerweise bei willkürlicher Kontraktion der menschlichen Muskulatur 50 Erregungswellen pro Sekunde über den Muskel hinlaufen. Die PIPERschen Kurven zeigen in ihren großen Ausschlägen unzweifelhaft diesen Rhythmus (s. Abb. 158). Es treten nun in den

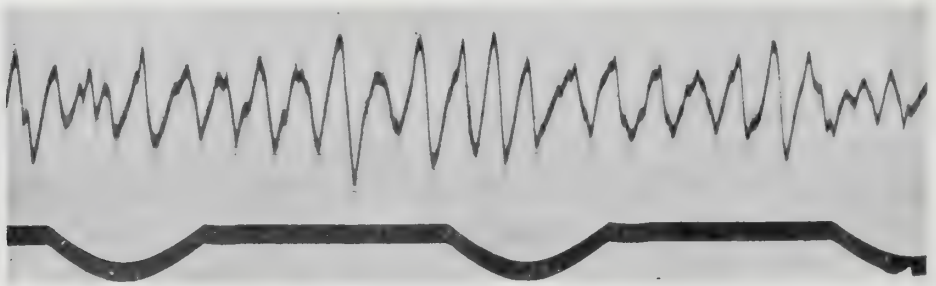


Abb. 158 Aktionsströme der Unterarmflexoren des Menschen bei Willkürkontraktion 50er Rhythmus der Hauptrollen, diesen superponiert die Nebenzacken. Zeitschreibung $\frac{1}{5}$ Sekundenuhr, Projektion der Galvanometerweite bei 1000facher Vergrößerung. (Nach PIPER.)

Kurven kleinere Oszillationen auf, die PIPER als „Nebenzacken“ bezeichnet und die er bei seiner Zählung außer acht läßt. Über die Zulässigkeit dieses Außerachtlassens sind andere Autoren ganz anderer Meinung gewesen. DITTLER und GÜNTHER z. B. zählen „Haupt“- und „Nebenzacken“ unterschiedslos durch und kommen damit natürlich zu ganz anderen Resultaten. Da die Aktionsströme

¹⁾ LIEBER, H.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 85, S. 159. 1926.

²⁾ Siehe aber die Versuche von BASS mit Nadelelektroden und thermoelektrischer Messung der Temperatur (Zeitschr. f. Biol. Bd. 85, S. 23. 1926).

³⁾ PIPER, H.: Elektrophysiologie menschlicher Muskeln. Berlin: Julius Springer 1912.

der willkürlichen Erregung recht frequente Wechselströme sind, so ist damit zu rechnen, daß die gewöhnlich zur Aufnahme der Kurven verwendeten Instrumente (EINTHOVENSCHE Galvanometer, und zwar Modell Edelman oder Cambridge scientific, Instr. Comp.) den Verlauf der Ströme schon nicht mehr genau wiedergeben¹⁾. Die Verzeichnung wird um so größer, je mehr man die Saite des Instrumentes erschläfft.

Die Verzeichnung der Kurven erfolgt durchweg in dem Sinne, daß frequente Oszillationen kleiner erscheinen als weniger frequente, es kann dadurch der Anschein kleiner Nebenausschläge bewirkt werden, wobei in Wahrheit doch die kleinen Ausschläge gleichen Potentialdifferenzen entsprechen wie die großen.

Andererseits macht PIPER²⁾ wieder darauf aufmerksam, daß bei geeigneten Versuchspersonen die Rhythmik auch bei sehr verschiedener Saitenspannung auftritt. Es ist sehr bemerkenswert, daß die Regelmäßigkeit der Kurven bei verschiedenen Untersuchten sehr verschieden ist³⁾. Die Kurven, die den PIPERschen Rhythmus von 50 in der Sekunde am besten erkennen lassen, erhält man am leichtesten bei sehr intensiver Kraftanstrengung. PIPER gibt zwar an (a. a. O. S. 81), daß die Zahl der Erregungswellen im Muskel bei verminderter Kraftanstrengung sich nicht verändere, doch kann keinesfalls bezweifelt werden, daß die Kurven wesentlich unregelmäßiger werden.

An die PIPERschen Angaben hat sich eine sehr heftige Debatte angeschlossen. Vor allem machte GARTEN⁴⁾ geltend, daß die Aktionsströme der menschlichen Fingerbeuger genau die gleichen seien, ob man willkürlich innerviere oder ob man indirekt mit dem konstanten Strome die Muskeln reize. Es erfolge also die willkürliche Kontraktion auch im Eigenrhythmus des Muskels.

PIPER ist unter Beifügung mehrerer Testkurven dieser Meinung entgegengetreten. Schließlich ist dieser Streit dadurch gegenstandslos geworden, daß DITTLER und GARTEN für das Zwerchfell des Kaninchens und des Hundes Konstanz der Erregungsfrequenz selbst angeben und damit wohl zugeben, daß die willkürliche Erregung des Muskels wenigstens nicht grundsätzlich im Eigenrhythmus des Muskels erfolgt. Die von ihnen gegebenen Erregungsfrequenzen liegen nun allerdings etwa doppelt so hoch wie die von PIPER angegebenen (120—140 in der Sekunde). Die Kurven von GARTEN und DITTLER sind sehr einleuchtend, denn sie zeigen sehr regelmäßige Oszillationen. Und es sind Nebenzacken nicht mehr zu erkennen⁵⁾. Durch die Benützung von Einstichelektroden ist in letzter Zeit noch ein Fortschritt erzielt worden. Während früher die Verwendung polarisierbarer Elektroden völlig verworfen wurde und man an dem Schema der unpolarisierbaren Elektroden streng festhielt (HERMANNs Seilelektroden, PIPERs Trichterelektroden), werden jetzt allgemein polarisierbare Elektroden verwendet (Bindenelektroden nach EINTHOVEN, Einstichelektroden). Die letzteren schalten den hohen Hautwiderstand aus und ergeben eine sehr empfindliche Anordnung. Mit Hilfe solcher Elektroden hat TRENDLENBURG⁶⁾ nachgewiesen, daß zwei gesondert abgeleitete Gebiete desselben Muskels weitgehende Übereinstimmung der Aktionsstromkurve aufweisen. Es ist also die Entstehung der Unregelmäßigkeit in der Aktionsstromkurve nicht auf Inter-

¹⁾ Siehe z. B. GARTEN (Zeitschr. f. Biol. Bd. 55, S. 239. 1911; Bd. 58, S. 422. 1912), der besondere Modellversuche über die Verzeichnung der Kurven machte.

²⁾ PIPER: Elektrophysiol., S. 83ff. — KOHLRAUSCH: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912, S. 39.

³⁾ PIPER: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913, S. 344.

⁴⁾ GARTEN: Zeitschr. f. Biol. Bd. 55, S. 29 u. 236. 1910.

⁵⁾ Siehe auch GASSER und NEWCOMER: Americ. Journ. of Physiol. Bd. 57, S. 1. 1921. Die im wesentlichen DITTLER und GARTEN bestätigen.

⁶⁾ TRENDLENBURG, W.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, S. 121. 1922.

ferenzen zu beziehen, wie PIPER vorwiegend annahm, sondern auf eine an sich unregelmäßige, vom Zentralnervensystem kommende Erregung.

WACHHOLDER¹⁾ hat besondere Vorstellungen über die Zusammensetzung der willkürlichen Aktionsstromkurve geäußert. Nach ihm setzt sich die Kurve aus zwei Rhythmen zusammen. Einmal bestehen Erregungen, deren Frequenz zwischen 10 und 50 in der Sekunde schwanken kann. Bei sehr schwachen Kontraktionen können diese Erregungen durch deutliche Pausen getrennt sein. Mit dem Grade der Kontraktion nimmt dieser Rhythmus an Frequenz zu. Ferner besteht ein Rhythmus von sehr hoher Frequenz, 160-190 in der Sekunde, der als konstant aufzufassen ist, der sich mit der Kontraktionsstärke nicht mehr ändert. Diese Vorstellung wäre etwa identisch mit der Annahme, daß das Zentralnervensystem je nach Bedarf eine verschiedene Frequenz erzeugt und daß der Muskel aus sich heraus dazu den höherfrequenten Rhythmus gibt, nach Art eines Eigenrhythmus.

FORBES und OLMSTED²⁾ widmen eine längere Studie der Frage, ob vielleicht die Frequenz der dem Muskel zugeleiteten Impulse eine sehr hohe sei und der Muskel dieser mit einer sehr viel geringeren Frequenz folgt. Ihre Methodik ist insofern ungewöhnlich, als sie sich des partiellen Blocks mit Alkohol bedienen. Während dieses werden im Nerven nur maximale Erregungen durchgeleitet. Untermaximale treten nun bei rhythmischer Reizung nur dann auf, wenn der Abstand der Reize zwischen 1,7 und 3,0 Sigmen variiert. (Alles-oder-Nichts-Gesetz der einzelnen Fasern wird als Grundlage genommen.) Es stellte sich heraus, daß nach der Prüfung mit der Narkosestrecke ein großer Teil der Erregungen, die zum Muskel fließen, untermaximal sein muß, denn der Rhythmus wird durch die Narkose affiziert.

In der Annahme eines doppelten Rhythmus in den Kurven steht WACHHOLDER nicht allein. Von ATHANASIU³⁾ sind ganz ähnliche Meinungen geäußert worden, nur sind die Frequenzen ganz andere. ATHANASIU nimmt an, daß ein neuromuskulärer und ein motorischer Rhythmus bestehe. Der erste ist der Rhythmus des Nerven und er ist viel frequenter als der zweite, der den wirklichen Rhythmus im Muskel darstellt. Auch die neuromotorische Funktion mit dem hochfrequenten Rhythmus soll sich in der Aktionsstromkurve ausprägen. (Auf welchem Wege wird aus den Veröffentlichungen nicht klar, Nervenendplatten?) ATHANASIU untersucht nun nicht allein die willkürliche Aktion des Menschen, sondern auch verschiedener Tiere und findet immer ein gewisses Verhältnis zwischen dem neuromuskulären und dem elektromuskulären Rhythmus. So hat er folgende Tabelle zusammengestellt (Mittelzahlen):

Tabelle 5.

Muskelart	Zahl der Schwingungen	
	Elektroneuro- motorischen	Elektro- muskulären
Mensch: Fingerbeuger	432	113
Hund: Triceps fem.	461	120
Meerschweinchen: Triceps fem.	432	130
Hahn: Gastrocnemius	492	101
Pectoralis	408	93
Taube: Gastrocnemius	559	148
Pectoralis	467	188
Schildkröte: Triceps fem.	227	67
Frosch: Triceps fem.	475	117
Karpfen: Schwanz	207	53
Krebs: Schere	50	13
Schnecke: Fuß	13	4
Blutegel: Längs- und Quermuskulatur (Haut- muskelschl.)	30	6,3

Von besonderer Wichtigkeit erscheint dem Autor, daß der Quotient der beiden Zahlen immer sehr nahe an 4 liegt. Die Ableitung erfolgte auch bei diesen Versuchen durch feine, in die Muskeln gestochene Golddrähte.

Es ist klar, daß die Ansicht von ATHANASIU der Kritik breite Angriffsflächen bietet. Die Ansicht, daß die Nebenzacken und Hauptwellen (um mich der PIPERSchen Terminologie zu bedienen) ganz verschiedenen Ursprungs sind, und daß sich an sich elektroneuromoto-

¹⁾ WACHHOLDER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 199, S. 595 u. 625. 1923.

²⁾ FORBES und OLMSTED: Americ. Journ. of physiol. Bd. 73, S. 17. 1925.

³⁾ ATHANASIU, J.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 176, S. 1651. 1923.

rische und elektromuskuläre Schwingungen in der Aktionsstromkurve darstellen lassen, kann wohl kaum ganz sicher begründet werden. Es ist zwar von anderer Seite [HENRIQUES und LINDHARD¹⁾] angegeben worden, die Aktionsströme kämen gar nicht in der von HERMANN angenommenen Weise durch Hinüberlaufen einer Negativitätswelle über die Muskelfaser zustande, doch ein Beweis ist nicht erbracht worden, obgleich die Ansicht schon einige Jahre alt ist. Sie kann damit wohl als erledigt betrachtet werden. Verf. muß nach wie vor vermuten, daß die Autoren das Opfer eines Versuchsfehlers geworden sind (sie beschreiben u. a., daß der curarisierte Muskel keine Aktionsströme zeige).

Betrachten wir uns weiter die Zahlen von ATHANASIU, so sehen wir, daß die elektromuskulären Schwingungen mit den gewöhnlich beschriebenen übereinstimmen. Die elektro-neuromotorischen liegen sehr viel höher. An sich kann man gegen die Zahlen wenig Einspruch erheben, über ihren Wert herrscht ja beständiger Streit, aber an einer Stelle erscheint es möglich, sie energisch anzugreifen: das ist bei den Krebsmuskeln. Bei diesen sind besondere Verhältnisse, und wir können hier tatsächlich die Innervationsrhythmik mit Sicherheit bestimmen, eben da hier ausnahmsweise die Rhythmen völlig klar auszuzählen sind. Nun sind hier bei den Krebsen die Rhythmen sicher nicht konstant. Vielmehr unterscheidet sich hierin der Krebs deutlich von den Wirbeltieren. Bei schwächeren Kontraktionen kann die Frequenz stark herabsinken bis auf wenige Erregungen in der Sekunde, bei intensiver Kontraktion aber wiederum heraufgehen auf über 20. Wie ATHANASIU hier einen Doppelrhythmus und eine einigermaßen feststellbare Konstanz finden will, kann ich nicht verstehen.

Gegen die Ansicht von ATHANASIU ist LAPICQUE²⁾ aufgetreten, weil die Eigenfrequenz, die hier für den Nerven angenommen wird, so hoch liegt, daß ihr der Nerv nur mit größter Mühe zu folgen vermag. LAPICQUE hält es für äußerst unwahrscheinlich, daß der Muskel und Nerv in einer Frequenz arbeitet, der er nicht mehr mit voller Leichtigkeit zu folgen vermag, und er neigt dazu, eine verhältnismäßig geringe Erregungsfrequenz anzunehmen (etwa wie PIPER). Es kann ja gar nicht bezweifelt werden, daß es überhaupt nicht mehr gelingt, den Froschmuskel in einer Frequenz, wie sie ATHANASIU angibt (ca. 475 in der Sekunde), in Erregung zu versetzen, ja schon die angegebene elektromuskuläre Frequenz von 100 ist für den Muskel reichlich hoch, sie liegt in dem Eigenrhythmus, der zwar nicht die Maximalfrequenz, immerhin aber doch eine hohe darstellt. So kann man sich den Einwänden von LAPICQUE nicht wohl verschließen, wenn auch ATHANASIU sie gar nicht gelten lassen will.

Die Tätigkeit der Agonisten und Antagonisten besonders beim Menschen ist von WACHHOLDER, WAGNER und ALTENBURGER³⁾ mit Hilfe von zwei Galvanometereinrichtungen studiert worden. Die Antagonisten sind bei der Bewegung nicht passiv, dagegen sind sie es praktisch gänzlich bei der Haltung ohne Versteifung. Tritt Versteifung höheren Grades ein und damit auch fast immer Tremor, so kommt es durch Wirkung reflektorischer Mechanismen zu einer alternierenden Aktion der antagonistischen Muskelgruppen.

Die Schwingungsfrequenz des Muskels mit dem Muskelton festzustellen, haben in neuerer Zeit (nach älteren Versuchen, HELMHOLTZ usw.) versucht LÖWY und A. V. HILL, der letztere mit seinem Hitzdrahtsphygmographen. Es ist interessant, daß diese Untersucher durchaus auf Zahlen kommen, die den PIPERSchen entsprechen, gerade die Zahlen von HILL fallen in allen Einzelheiten mit den PIPERSchen Angaben zusammen. Es ist mir dies auch wieder ein Beweis, daß an der PIPERSchen Angabe, wenn sie auch öfter nicht ohne weiteres zu verifizieren ist, und sich sehr viele gewichtige Stimmen gegen sie erhoben haben, in Wirklichkeit doch etwas daran ist.

Es muß bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, daß nachgewiesen werden konnte, daß die propriozeptiven Nerven einen deutlichen Einfluß auf die Aktionsstromkurve eines Muskels ausüben. v. WEIZSÄCKER⁴⁾ konnte bei Tabikern Verminderung der Oszillationen deutlich finden. In Experimenten an Tieren stellte I. G. DUSSER DE BARENNE⁵⁾ das gleiche fest (Ausschaltung der proprio-

¹⁾ HENRIQUES u. LINDHARD: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 183, S. 1. 1920. Besondere Entgegnung ADRIAN u. OWEN: Journ. of physiol. Bd. 55, S. 326. 1921.

²⁾ LAPICQUE, L.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 424. 1922.

³⁾ WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 209, S. 218, 248, 266 u. 286. 1925; Bd. 210, S. 646 u. 661. 1925; Bd. 212, S. 657 u. 666. 1926; Bd. 215, S. 622 u. 627. 1926. — WAGNER, B.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 83, S. 120. 1925.

⁴⁾ v. WEIZSÄCKER: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 76, S. 115. 1921.

⁵⁾ DUSSER DE BARENNE, I. G.: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 43, S. 107. 1923.

zeptiven Wirkung durch Injektion von Novocain in den menschlichen Muskel, und durch Ausschaltung der sensiblen Elemente beim Froschrückenmark. Allgemein zeigen die Aktionsstromkurven der desensibilisierten Muskeln weniger frequente Oszillationen und gelegentlich ist die größere Regelmäßigkeit derselben auffallend.

Verf. kann zu diesen Ergebnissen bemerken, daß das Zwerchfell, das sich durch besonders regelmäßige Aktionsstromkurven bei der Willkür auszeichnet, keine Eigenreflexe erkennen läßt (Versuche mit STRUGHOLD).

In einer neueren Arbeit haben DUSSER DE BARENNE und I. F. G. BREVÉE¹⁾ das gleiche Thema behandelt und geben an, daß die bloße Durchschneidung der hinteren Wurzeln keinen entscheidenden Einfluß auf die Aktionsströme bei natürlicher Innervation habe (Reizung des Rückenmarks auf mechanischem Wege). Dagegen wirkt lokale Narkose des sensiblen Mechanismus im Rückenmark durch Aufpinseln von 1proz. Novocainlösung auf die Dorsal-seite desselben sehr deutlich, insofern die Oszillationen sehr viel regelmäßiger und langsamer werden. Die Verff. halten direkt den dann auftretenden Rhythmus, der verschiedene Frequenz (um 50 in der Sekunde) haben kann, wirklich für den Eigenrhythmus der motorischen Apparate. Die frequenten und unregelmäßigen Oszillationen beruhen auf der Wirkung zentripetaler Impulse. Es wird also auch auf diesem Wege die von P. HOFFMANN²⁾ vielseitig belegte Wirkung der Eigenreflexe auf die Innervation erwiesen.

Verhalten der Aktionsströme des willkürlichen Tetanus bei der Ermüdung.

Über diesen Punkt liegen Versuche von PIPER und ALTENBURGER³⁾, COBB und A. FORBES am Menschen vor. PIPER gibt an, daß die Zahl der „Hauptwellen“ abnimmt bis auf 25–35 in der Sekunde. In den Kurven zeigt sich aber immer wieder ein Rückfallen in den Rhythmus von 50 in der Sekunde. Gelegentlich findet er doppelphasische Stromschwankungen von normaler Länge und Amplitude durch wellenfreie Intervalle getrennt.

ALTENBURGER geht von der Ansicht WACHHOLDERS über die willkürliche Kontraktion aus. Der langsame Rhythmus I nimmt stark an Frequenz ab, an Amplitude zu. Der schnelle, kleine Rhythmus II dagegen hält seine Frequenz fast unverändert (140–150 statt 160–190) und seine Amplitude nimmt ab.

Wenn deutliches Ermüdungsgefühl auftritt, so ist die Form der Aktionsstromkurven noch unverändert, erst wenn schmerzhaftes Ermüdungsgefühl auftritt, kommt es zu den beschriebenen Veränderungen. Auf welchen Teil des motorischen Apparates die Veränderungen zu beziehen sind, ist nicht sicher. Wahrscheinlich sind sie sowohl zentral wie peripher bedingt, auch muß an reflektorische Einflüsse gedacht werden.

ST. COBB und A. FORBES⁴⁾ untersuchen in sehr ähnlicher Weise wie PIPER die Ermüdung. Sie bewirken die Ermüdung durch Arbeit am Ergographen. Sowohl bei isometrischer wie bei isotonischer Kontraktion nimmt die Zahl der Hauptwellen (nur diese werden gezählt) ab, und zwar um 9–20 in der Sekunde, dabei nimmt aber die Amplitude sehr erheblich zu, um 73–85%. Die Widerstandsabnahme im Kreise erklärt die Zunahme der Aktionsströme nicht, sie ist also in Wirklichkeit innerhalb des Muskels vorhanden. Die Autoren stellen sich das Zustandekommen der Erregung so vor, daß dem Muskel etwa 300 Erregungen vom Nerven zufließen, von denen der Muskel nur einen Teil beantwortet, es nimmt also der Widerstand an der Muskel-Nervenverbindung mit der Ermüdung zu.

Willkürliche Aktionsströme an Tieren.

Aus naheliegenden Gründen ist die Untersuchung an Tieren nicht einfach. Man kann ein Tier nur schwer dazu bringen, gerade dann eine kräftige willkürliche Innervation auszuführen, wenn eine Aufnahme mit dem Galvanometer und Registrierer gemacht wird. Es kann aber nicht bezweifelt werden, daß bei den Wirbeltieren die willkürlichen Aktionsstromkurven den von den Menschen

¹⁾ DUSSER DE BARENNE u. I. F. G. BREVÉE: Journ. of physiol. Bd. 61, S. 81. 1926.

²⁾ HOFFMANN, P.: Eigenreflexe menschlicher Muskeln. Berlin: Julius Springer 1922.

³⁾ ALTENBURGER, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 645. 1924.

⁴⁾ COBB, ST. u. A. FORBES: Americ. journ. of physiol. Bd. 65, S. 234. 1923.

erhaltenen sehr ähnlich sind. Eine gute Reihe von Kurven bringt PIPER¹⁾ von der Schildkröte bei verschiedener Temperatur. Man findet ebenfalls nicht regelmäßige Kurven, die aber eine Vermehrung der Oszillationen in der Zeiteinheit bei steigender Temperatur unzweifelhaft erkennen lassen. PIPER zählt die Wellenzahl unter Trennung der Haupt- und Nebenwellen aus und findet, daß die Oszillationsfrequenz mit der Temperatur etwa linear ansteigt. Bei 37° ist sie etwa ebenso hoch wie beim Menschen.

Von den *Muskelaktionsströmen niederer Tiere* sind besonders die der Krebscherenmuskeln von Interesse, die von W. F. EWALD²⁾ genauer untersucht wurden.

Hier finden sich bei willkürlicher Kontraktion Rhythmen ersichtlich verschiedener Frequenz. Für diese Tiere gilt also die Regel von konstanter Frequenz der Erregung sicher nicht. Die Stärke der Kontraktion wird meist nicht durch Änderung der Erregungsamplitude, sondern vielmehr durch Variation der Frequenz bedingt. Die Amplitude der willkürlichen Aktionsströme kann in einem langen Versuch sich überhaupt nicht ändern. (Geringe Zahl der Achsenzylinder, die den Muskel innervieren?) EWALD gibt an, daß bei leichter Dauerkontraktion 3–6, bei kräftiger 7–10 Erregungen in der Sekunde ablaufen. Frequenzen

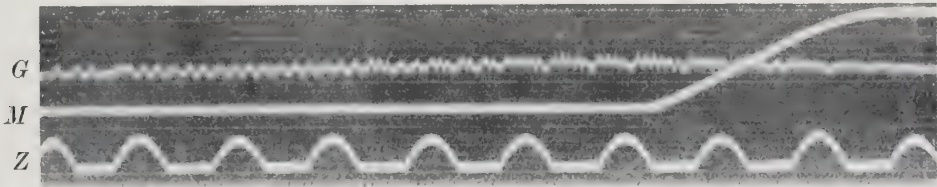


Abb. 159. Reaktion des Krebscherenmuskels auf faradischen Reiz von 75 pro Sekunde. M Muskelkurve, G Galvanometerkurve, Z Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek. Von rechts nach links zu lesen. (Nach F. W. EWALD.)

über 11 sind von einem sehr kräftigen mechanischen Effekte begleitet und dauern dementsprechend nur wenige Sekunden an. Reizt man die Muskeln indirekt, so kann man bis zu 60 Erregungen in der Sekunde hervorbringen. Geht man zu höheren Frequenzen, so beantwortet der Muskel diese mit weniger Erregungen, meist mit 20–40 in der Sekunde, unabhängig von der Reizfrequenz.

Der Gegensatz der Resultate von EWALD und ATHANASIU ist sehr bedeutend, und es ist schwer verständlich, wie der letztere zu seinen Angaben gerade hinsichtlich dieses Muskels gekommen ist. Die Verhältnisse liegen ja hier deswegen besonders günstig, weil wirklich über die auftretende Frequenz der Erregung nicht gestritten werden kann. Hier sind alle Oszillationen gleich, es gibt keine Haupt- und keine Nebenzacken, dabei finden wir eine deutliche Variation der Frequenz mit der Stärke des mechanischen Effektes. Die Dinge liegen also viel durchsichtiger als beim Wirbeltier. An sich ist ja die Neigung zu regelmäßigen Rhythmen bei den niederen Tieren größer als bei den Vertebraten, ich erinnere an die von FRÖHLICH an der Netzhaut von Cephalopoden erhaltenen Resultate. Es dürfte von Interesse sein, hier noch eine größere Zahl von Arten und Muskeln zu untersuchen, das bisher vorliegende Material ist noch sehr gering. Vor allem fehlen auch noch so gut wie ganz Angaben über Fische. Mit Ausnahme der elektrischen Fische und der Angaben von ATHANASIU. Es wäre interessant zu wissen, ob die Muskeln der Fische dieselbe Tendenz zu regelmäßiger Entladung haben wie das elektrische Organ.

Bei den Krebsmuskeln ergibt sich die Möglichkeit, zu untersuchen, wie sich die Aktionsströme eines Muskels verhalten, der nur von einem einzigen Achsenzylinder versorgt wird. Bekanntlich wird der Scherenöffner des Krebses wie auch des Hummers von zwei Achsenzylindern versorgt, von denen der eine positiv, der andere negativ wirkt. Durchschneidet man den negativ wirkenden, so hat man ein Präparat, in dem ein einziger Achsenzylinder allein wirkt³⁾.

Man kann aber trotzdem verschiedene Stärken der Erregung im Muskel durch verschiedenen Reiz hervorrufen. Das Alles-oder-Nichts-Gesetz gilt hier also offenbar nicht.

¹⁾ PIPER: Elektrophysiologie menschlicher Muskeln, S. 135ff.; auch Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910, S. 207.

²⁾ EWALD, F. W.: Rubners Arch. 1911, S. 181.

³⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 64, S. 247. 1913.

Allerdings ist die Nerv-Muskelendigung bei den Arthropoden der bei den Vertebraten nicht gleichzusetzen, schon deswegen, weil an dieser Stelle das Einsetzen einer Hemmung möglich ist (d. h. einer gesonderten, von besonderem Nerven geleiteten Hemmung; der Wedensky-Effekt ist ja auch bei den Vertebraten möglich).

Insgesamt ergeben sich, wenn man die willkürlichen Ströme vergleichend untersucht, folgende Regeln. Die Art der Ströme in der Vertebratenreihe bleibt gleich. Mag es nun Säuger, Vogel, Amphib, Fisch oder Reptil sein. Immer sind die Kurven unregelmäßig und lassen keinen einwandfreien Rhythmus erkennen. Bei den Arthropoden ist es generell anders. Dort sind die einzelnen Erregungen sehr gleichmäßig und man kann den Rhythmus feststellen.

d) Willkürliche Aktionsströme bei krankhaften Zuständen der Muskulatur und des Zentralnervensystems.

Bei krankhaften Zuständen der Muskulatur hat die Untersuchung der Aktionsströme bei der THOMSENSCHEN Krankheit Interesse. Wir finden, daß die Bewegungen der Muskeln, die nach dem Ablauf des willkürlichen Prozesses immer noch eine Zeit gespannt bleiben, mit oszillatorischen Aktionsströmen einhergehen, als ob die wirkliche Innervation noch fortbestehe.

Normale Muskeln zeigen schon nach der Tenotomie Aktionsströme, die auf einen Erregungsprozeß hinweisen [REHN¹⁾]. Angaben über die Ströme der Muskeln bei Spinalparalyse und multipler Sklerose gibt ebenfalls REHN. WEIGELDT²⁾ untersuchte Querschnittsmyelitis und Hemiplegie. FAHRENKAMP³⁾ beschreibt einen Anfall von JACKSONSCHER Epilepsie, den er mit dem Galvanometer auf seine Aktionsströme verfolgen konnte. Dabei ist es auffällig, daß der Krampf mit einem sehr wenig frequenten und sehr regelmäßigen Rhythmus beginnt (12 pro Sekunde), und daß man diesen Rhythmus auch später finden kann, wenn sehr heftige Bewegungen entstehen. Die Beziehung zu dem Rhythmus A von WACHHOLDER und ALTENBURGER ist naheliegend.

Den Wadenkrampf untersuchte HOFFMANN⁴⁾ und FAHRENKAMP⁵⁾. HOFFMANN fand bei einem Fall von amyotrophischer Lateralsklerose einen ungewöhnlich regelmäßigen Rhythmus von ca. 45 in der Sekunde. Bei FAHRENKAMP findet sich eine Aktionsstromkurve, die etwa der gewöhnlichen Willkürkurve entspricht.

v. WEIZSÄCKER⁶⁾ hat Ataktische untersucht und findet eine gewisse Verminderung der Frequenz der Oszillationen gegenüber dem Normalen bei willkürlicher Bewegung. Ist bei spinaler Affektion ein Fluchtreflex zu finden, so sind die Aktionsströme der Muskelkontraktion denen der Willkürerregung gleich.

Ein einschneidender Erfolg ist durch die Registrierung der willkürlichen Aktionsströme bisher nicht erreicht worden. Die Angaben über Veränderungen sind zum Teil nicht zu verifizieren, zum Teil sind sie mit ungenügender Methode und Kritik gemacht. Das angegebene, so mager es scheint, dürfte zum mindesten einen Hinweis auf alles sicher bekannte und wesentliche enthalten.

e) Die Aktionsströme im Strychnintetanus⁷⁾.

Die Untersuchung dieser ist weitgehend erfolgt und wir können uns heute ein ziemlich vollständiges Bild machen.

Betrachten wir zuerst die Verhältnisse beim Frosch. Der Beginn eines vollausgebildeten Strychninkrampfes ist stets ein sehr heftiger Tetanus, in dem sich etwa die Eigenfrequenz des Muskels erkennen läßt. Dieser läßt aber schon nach wenigen Zehnteln von Sekunden nach und es etabliert sich, indem sich in den Tetanus Zwischenräume einschieben, ein eigen-

¹⁾ REHN, E.: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 161, S. 155. 1921.

²⁾ WEIGELDT, W.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 74, S. 124. 1922.

³⁾ FAHRENKAMP, K.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 47, S. 102. 1913.

⁴⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie 1911, Bd. 5, S. 27.

⁵⁾ FAHRENKAMP, K.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 47, S. 114. 1913.

⁶⁾ v. WEIZSÄCKER: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 70, S. 15. 1921.

⁷⁾ LOVEN: Nordisk med. Arkiv 1879, Nr. 14. — v. KRIES: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1884, S. 370. — BUCHANAN, F.: Journ. of physiol. Bd. 27, S. 146. 1901. — GARTEN: Leipziger Abhandl. Bd. 26, Tafel VII. 1901. — HOFFMANN, P.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910, Suppl. S. 233. — FAHRENKAMP: Zeitschr. f. Biol. Bd. 59, S. 246. 1912; Bd. 65, S. 79. 1914.

artiger Doppelrhythmus, ein langsamer, der mit der Dauer an Frequenz abnimmt. Bei Zimmertemperatur pflegt er mit einer Frequenz von 10–12 in der Sekunde zu beginnen und endet je nach dem Ermüdungszustande des Tieres mit etwa 5–8. Die einzelnen Stöße dieses Tetanus sind nun so gut wie immer keine Einzelerregungen, sondern sie sind wiederum Tetani in der Frequenz des Eigenrhythmus. Von BUCHANAN ist angenommen worden, daß der Rhythmus von 10 in der Sekunde dem Zentralnervensystem entstamme, während der von ca. 100 dem Eigenrhythmus des Muskels entspreche, daß also gewissermaßen 10 gedehnte Erregungen dem Muskel zufließen, die dieser in seinen Rhythmus transformiert. Durch isolierte Abkühlung des Zentralnervensystems läßt sich nur der langsame Rhythmus, durch Kühlung des Muskels nur der schnelle beeinflussen. Es läßt sich aber weiter nachweisen, daß auch der Nerv den gleichen Doppelrhythmus zeigt in denselben Frequenzen wie der Muskel. Immerhin ist die Vorstellung plausibel, daß im Zentralnervensystem gewissermaßen Zeitreize produziert werden in der Frequenz von etwa 10, auf die



Abb. 160. Aktionsströme beim Strychninkrampf der Katze.
(Nach FAHRENKAMP.)

Muskel und Nerv nun in der ihnen eigenen Weise antworten. Aber wie entsteht dieser Rhythmus im Zentralnervensystem? Ist es ein innewohnender, ist es eine Hemmung, die die Erregung immer wieder unterbricht? Periphere Reizung verändert den Rhythmus in sehr eigentümlicher Weise (beschleunigt ihn), bevor die Hemmung einsetzt [P. HOFFMANN¹⁾].

Die Ergebnisse beim Warmblüter sind ebenfalls sehr bemerkenswert. Im Beginne des Strychnintetanus finden wir einen sehr hochfrequenten Tetanus, dieser macht kurz darauf einem sehr gleichmäßigen Rhythmus von 40 in der Sekunde Platz (FAHRENKAMP). Es ist dies offenbar der Rhythmus, der dem tiefen singenden Ton, den BERNSTEIN beschreibt, entspricht. Dieser Rhythmus hält lange gleichmäßig an, nur mit zunehmender Ermüdung sinkt seine Frequenz auf ca. 20 in der Sekunde. Hier finden wir demgemäß bei einem Wirbeltier einen wirklich sehr gleichmäßigen Rhythmus, dessen Frequenz nicht bestritten werden und der nicht im Muskel entstehen kann, denn dazu ist er sichtlich viel zu wenig frequent. Man findet also sowohl beim Frosch wie beim Warmblüter, daß im Anfang des Strychninkrampfes der Muskel etwas anders reagiert, als unmittelbar danach. Beim Frosch fließen die Stöße des Rhythmus von 10 in der Sekunde anfangs zusammen, um sich dann aufzulösen, beim Warmblüter wird der sehr hochfrequente Rhythmus 100 in der Sekunde, ja darüber, durch einen wesentlich langsameren ersetzt. Es liegt nahe, den im Strychninkrampf gefundenen Rhythmus von 40 mit dem PIPERSchen von 50 zu vergleichen, jedoch läßt sich schwer beurteilen, ob es sich wirklich um entsprechende Prozesse handelt.

Nach kürzlich im Laboratorium des Verf. durchgeführten Versuchen von G. F. LORENZ²⁾ liegen die Dinge doch offenbar nicht ganz so einfach, wie BUCHANAN sie sich vorstellte. Es läßt sich bei verschiedener Temperierung des Rückens und der Beinmuskeln nachweisen, daß der „Zeitreiz“ aus einer Reihe von einzelnen Stößen besteht, deren Frequenz durchaus mit der Temperatur des Rückens variiert und nicht mit der des Beines. Erst diese einzelnen Stöße werden vom Muskel je nach seiner Temperatur beantwortet, wobei aber der originale, vom Zentralnervensystem hervorgerufene Rhythmus immer deutlich bleibt.

f) Aktionsströme bei sog. „tonischen“ Zuständen der Muskulatur.

In der Neurologie ist die Frage besonders in neuerer Zeit weitgehend ventiliert worden, ob die quergestreifte Muskulatur verschiedene Formen der Kontraktion durchmachen kann oder ob sie nur eine einzige Art der Verkürzung kennt. Klinische Erfahrungen weisen darauf hin, daß unter bestimmten Umständen, meist pathologischer Natur, die Muskulatur des Menschen in Kontraktion treten kann, ohne daß eine entsprechende Steigerung des Stoffwechsels eintritt. Schon durch Hypnose, also doch durch einen relativ geringen Eingriff, soll diese Veränderung der Reaktion zustande kommen können. Hier ist nicht allgemein die Frage über die Natur dieser Verkürzungszustände zu erörtern. Es ist für die Experimentaluntersuchung dieser Dinge hinderlich gewesen, daß es bisher nicht gelungen ist, solche Zustände mit Sicherheit bei Tieren hervorzurufen, und daß man in Ermangelung Erscheinungen damit identifiziert hat, die offensichtlich sehr weit davon stehen (Enthirnungsstarre, ja Veratrinvergiftung).

¹⁾ HOFFMANN, P.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910, S. 233.

²⁾ LORENZ, G. F.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 85, S. 167. 1926.

Hier ist nur die Frage der Aktionsströme zu erörtern. Es ist mehrfach aufgefallen, daß in solchen Fällen die Aktionsströme trotz intensiver Spannung relativ sehr unbedeutend sind, so daß wir hier eine dauernde Kontraktion *ohne* oszillatorische Aktionsströme vor uns zu haben scheinen. Ob eine dauernde negative Schwankung besteht, ist nicht bekannt. Bei sehr genauer Sichtung schränkt sich der Kreis zuverlässiger Beobachtungen in dieser Richtung sehr ein¹⁾. Mit zulässiger Sicherheit ist die Aktionsstromfreiheit heute nur in wenigen Fällen erwiesen:

1. Bei der Tetanusstarre²⁾.

2. Bei Atmungstetanie nach Ausschaltung der zuführenden Nerven. Läßt man in solchem Falle den Nerven intakt, so überlagert sich ein reflektorischer Tetanus über den „echten Tonus“³⁾.

3. WACHHOLDER⁴⁾ hat bei jungen Katzen beobachtet, daß in der Narkose Tonus der Muskulatur auftritt ohne Aktionsströme.

4. WEIGELDT⁵⁾ beschreibt, daß die außerordentliche Starre in einem ihm zur Untersuchung zur Verfügung stehenden Falle Wilsonscher Krankheit nur sehr unbedeutende Aktionsströme produziere, die in keinem Verhältnis stehen zu der Intensität der Kontraktion.

Im ganzen muß das Gebiet noch als recht unklar bezeichnet werden, denn wir wissen Näheres über die Genese dieser Zustände nicht. Zum Teil sind die Kontraktionsphänomene doch auch sehr geringe, wie z. B. in Fall 2 und 3. Das beste Versuchsobjekt ist in solchen Fällen immer der Mensch. Darum erscheinen die Ergebnisse von WEIGELDT eigentlich noch eindrucksvoller als die Ergebnisse von DITTLER, FREUDENBERG und WACHHOLDER.

Ganz allgemein ist zu sagen, daß auch am Muskel des normalen Menschen das Erhalten einer Spannung mit sehr viel geringeren Aktionsströmen einhergeht als die kleinste Bewegung. Bei geringen Spannungen (z. B. Halten des unbelasteten Unterarmes in rechtwinkliger Beugung) sind die Aktionsströme überraschend gering⁶⁾. Es hängt dies offenbar zusammen mit der inneren Reibung im Muskel, deren Bedeutung in der letzten Zeit von A. V. HILL⁷⁾ und seinen Mitarbeitern einer Untersuchung unterzogen worden ist, wobei sich die Wichtigkeit dieser bisher vernachlässigten Größe ergeben hat.

Es ist sicher, daß das Fehlen oszillatorischer Aktionsströme noch keineswegs beweist, daß eine Funktion des Muskels vorliegt, die prinzipiell verschieden ist von der gewöhnlichen tetanischen. Dies geht schon aus den Erfahrungen bei der Veratrinvergiftung hervor, wo wir finden, daß bei starker Vergiftung keine oszillatorischen Ströme, bei schwacher Vergiftung deutlich solche vorhanden sind. Der Stoffverbrauch ist beidemals der eines Tetanus. Die Möglichkeit einer Superposition eines wirklichen Tonus mit einem Tetanus muß natürlich zugegeben werden. Nach der Vorstellung von der doppelten Funktion der Skelettmuskeln wäre bei fast allen unseren Haltungen und bei einem großen Teile unserer Bewegungen eine solche Superposition anzunehmen.

Einen Tonusstrom, wie ihn F. W. EWALD und LEWY annehmen⁸⁾, möchte ich zum mindesten als noch nicht genügend sichergestellt ablehnen.

g) Aktionsströme beim Umklammerungsreflex des Frosches.

Der Umklammerungsreflex des brünstigen Froschmännchens ist als eine tonische Kontraktion, die leicht zu untersuchen ist, ein Lieblingsobjekt der Frage geworden, ob bei solchen Contracturen oszillatorische Ströme auftreten oder nicht. Eine völlige Einigkeit der Autoren ist bis heute nicht erreicht. Sicher ist, daß sofort erhebliche Oszillationen im Galvanometer eintreten, wenn man einen Zug an den contracturierten Muskeln ausübt. Nun ist die Frage, ob bei der gewöhnlichen Umklammerung tatsächlich immer eine solche Spannung vorhanden ist, wie wir sie fühlen, wenn wir die beiden Tiere zu trennen suchen. Auf die Notwendigkeit und Zulässigkeit dieser Trennung legt KAHN⁹⁾ besonderes Gewicht. Seine Angaben

¹⁾ HANSEN, P. HOFFMANN, v. WEIZSÄCKER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 75, S. 121. 1922. Siehe aber K. HANSEN: Ges. dtsh. Naturforsch., Innsbruck 1924.

²⁾ LILJESTRAND u. R. MAGNUS: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 176, S. 204. 1920. — DITTLER u. FREUDENBERG: Ebenda Bd. 201, S. 182. 1923. — WACHHOLDER: Ebenda Bd. 202.

³⁾ DITTLER, R. u. E. FREUDENBERG: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 182. 1923 (bestritten von HANSEN u. FLIK).

⁴⁾ WACHHOLDER, K.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 160. 1924.

⁵⁾ WEIGELDT, W.: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 74, S. 124. 1922.

⁶⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 247. 1921.

⁷⁾ HILL, A. V.: Philos. transact., Ser. B., Bd. 210, S. 153. — HILL, A. V.: Journ. of physiol. Bd. 56, S. 19. 1922. — LUPTON, H.: Ebenda Bd. 57, S. 337. 1923.

⁸⁾ LEWY, F. H.: Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. Berlin: Julius Springer 1923.

⁹⁾ KAHN, R. H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 177, S. 294. 1919; Bd. 192, S. 93. 1921; Bd. 195, S. 366. 1922.

über das Verhalten der Aktionsströme gipfeln in dem Satze, daß die Sperrung bei ruhiger Umklammerung sicher nicht von Aktionsströmen begleitet sind, daß aber bei reflektorischer Verstärkung derselben sofort solche auftreten.

Bei besonders günstigen Umständen der Ableitung der Ströme kommt WACHHOLDER¹⁾ zu etwas anderem Ergebnis. Auch bei völlig ruhiger Umklammerung lassen sich von den Vorderarmbeugern schwache oszillatorische Aktionsströme ableiten, die in Abständen von ca. $\frac{2}{5}$ Sekunden Einzelschwankungen oder kleine Gruppen von Schwankungen zeigen.

LULLIES²⁾ hat die Ansichten von WACHHOLDER mit Hilfe einer Verstärkeranordnung und eines Telefons im großen ganzen bestätigt, auch er nimmt eine tonische Kontraktion nur in geringem Ausmaße, wenn überhaupt, an.

KAHN³⁾ ist den beiden letztgenannten Arbeiten noch einmal sehr energisch entgegengetreten. Er stützt seine Ansicht damit, daß unzweifelhaft bei *Hyla arborea* eine dauernde Spannungsleistung des Männchens während der Kopulation vorliege. Hier kann die Spannungsbereitschaft nicht ausreichen. Eine Entscheidung zwischen den beiden Ansichten dürfte aber sehr schwer sein. Wenn KAHN sagt, ein experimenteller Beweis für die Anschauung von WACHHOLDER und LULLIES könne nicht erbracht werden, weil jede Bewegung sofort reflektorisch Tetanus hervorriefe, so gilt dies ja auch für die Ansicht von KAHN.

Daß Spannungsbereitschaft vorhanden ist, geht schon daraus hervor, daß in den umklammernden Muskeln des Froschmännchens Eigenreflexe sehr leicht nachweisbar sind (eigene Versuche des Verf.).

h) Versuche mit Kühlung bestimmter Teile des Rückenmarks.

Sehr bemerkenswert erscheinen Versuche von R. DITTLER⁴⁾ über die Wirkung zentralen Kühlens auf die Innervation und auf die Aktionsstromkurven.

Während normal die Innervationsfrequenz des Zwerchfelles bei der Atmung (s. oben DITTLER und GARTEN) 120—150 in der Sekunde beträgt, kann man diese durch Kühlung der Cervicalsegmente 4—6 außerordentlich, bis auf 15 in der Sekunde, herabdrücken. Die Kühlung wurde dabei von innen her nach Median-spaltung oder nach Abtragung der Hinterstränge vorgenommen. Bei hoher Frequenz der Atembewegungen bestand dann eine Inspiration aus 3—5 Einzel-erregungen. Anders liegen die Dinge bei Kühlung des bulbären Atemzentrums. In diesem Falle nimmt die Frequenz der Atembewegungen zwar sehr beträchtlich ab, doch die der Innervationen nur relativ wenig, höchstens bis auf die Hälfte.

i) Aktionsströme der Skelettmuskulatur bei Reizung der Großhirnrinde.

Über die Aktionsströme bei Reizung der Großhirnrinde liegen Versuche von P. HOFFMANN⁵⁾ vor. Es zeigt sich, daß die Aktionsstromkurve, die bei Reizung der Großhirnrinde des Hundes von den Beinmuskeln erhalten werden kann, bei mittleren Frequenzen 20—70 in der Sekunde unter Umständen in noch etwas weiterem Ausmaße die Erregungsfrequenz wiedergibt. Die Kurven sind bei einer Reizfrequenz um 50 herum besonders gleichmäßig, es kann in solchen Fällen die Muskelkurve nicht sehr verschieden von der sein, die man bei indirekter Reizung erhält. Reizt man mit höheren Temperaturen, so findet man weniger Oszillationen des Galvanometers, reizt man mit geringeren, mehr. Es erscheint also eine Einstellung der Zentren auf eine mittlere Frequenz sicher. Die Kurven werden regelmäßiger, wenn man die Extremität, an der der Versuch gemacht wird, durch Hinterwurzeldurchschneidung desensibilisiert⁶⁾.

k) Aktionsströme der Augenmuskeln⁷⁾.

Die Untersuchung der Aktionsströme der Augenmuskeln am Kaninchen hat sich in mehrerer Beziehung als fruchtbar erwiesen. Einmal läßt sich ohne weiteres nachweisen, daß sich die Muskeln in einem ständigen Tonus befinden, denn man findet auch während

¹⁾ WACHHOLDER, K.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 511. 1923.

²⁾ LULLIES, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 620. 1923.

³⁾ KAHN, R. H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 205, S. 398. 1924.

⁴⁾ DITTLER, R.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26, S. 1175. 1912.

⁵⁾ HOFFMANN, P.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1910, Suppl. S. 286.

⁶⁾ Siehe auch COOPER, S. u. D. DENNY BROWN: Proc. of the roy. soc. of med. Bd. 100. 1926.

⁷⁾ HOFFMANN, P.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1913, S. 23. — KÖLLNER, H. u. P. HOFFMANN: Arch. f. Augenheilk. Bd. 90, S. 170. 1922.

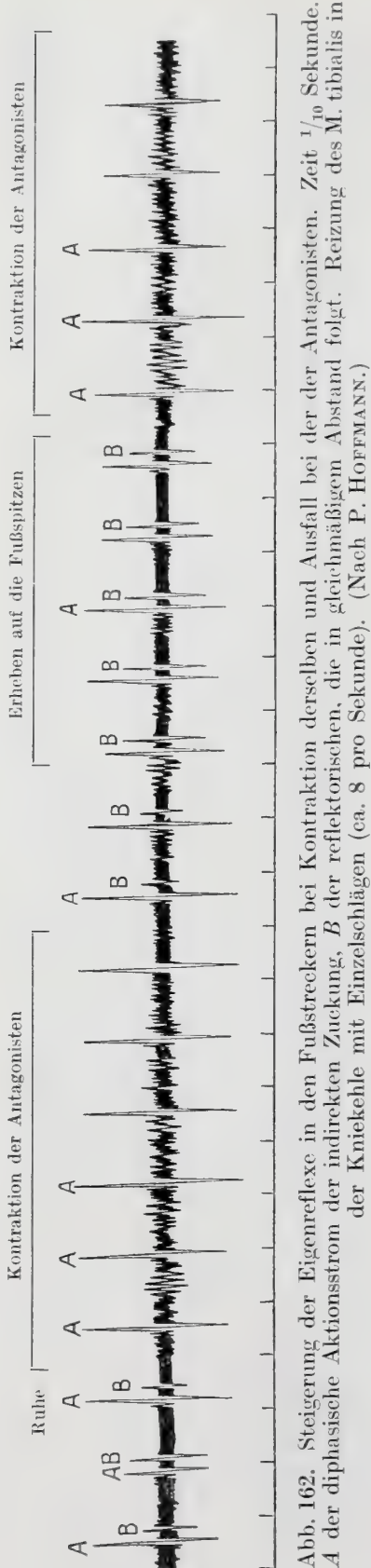


Abb. 162. Steigerung der Eigenreflexe in den Fußstreckern bei Kontraktion derselben und Ausfall bei der Kontraktion der Antagonisten. Zeit $\frac{1}{10}$ Sekunde. A der diphasische Aktionsstrom der indirekten Zuckung, B der reflektorischen, die in gleichmäßigem Abstand folgt. Reizung des M. tibialis in der Kniekehle mit Einzelschlägen (ca. 8 pro Sekunde). (Nach P. HOFFMANN.)

völliger Ruhe des Tieres, selbst bei schwacher Narkose, ständige Oszillationen des Galvanometers. Dann ist die entstehende Aktionsstromkurve beim Nystagmus sehr charakteristisch und erlaubt mehrere Schlüsse. Vor allem sind selbst bei äußerst schnellem Nystagmus die einzelnen Schläge desselben immer Tetani. Man findet entweder ein langsames Anschwellen der negativen Schwankung mit deutlichen Oszillationen und ein ganz plötzliches Absinken bei der schnellen Phase, oder ein ganz plötzliches Ansteigen und langsames Absinken. Die Erregungsform ist von der sonst bei willkürlicher Innervation gefundenen nicht wesentlich verschieden. Wir finden unregelmäßige Kurven, die einen sicheren Rhythmus nicht auszählen lassen. Bringt man zu der Wirkung der Drehung oder der thermischen Wirkung eine Labyrinthreizung anderer Art durch Operation usw. hinzu, so kann man äußerst

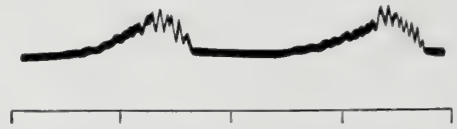


Abb. 161. Aktionsströme (monophasische Ableitung) der Augenmuskeln des Kaninchens (Nach P. HOFFMANN.)

heftige Kontraktionen erhalten. Es ist erstaunlich, was die kleinen Augenmuskeln, die doch nach der Freilegung zur Ableitung in ziemlich ungünstigen Verhältnissen arbeiten, zu leisten vermögen. Es läßt sich ferner erweisen, daß die in der Narkose übrigbleibende Reaktionsphase bedingt ist durch einen stärkeren oder geringeren Tetanus der Muskeln. Durch galvanische Reizung des Labyrinthes kann man einen Nystagmus von willkürlicher Frequenz erzielen.

1) Aktionsströme bei reflektorischer Tätigkeit.

Die Form der Kurven, die bei reflektorischer Tätigkeit auftreten, können sehr verschieden sein. Es kann aus diesen entschieden werden, ob es sich bei dem Reflex um eine Einzelerregung oder um einen Tetanus gehandelt hat. Auch den Aufbau des Tetanus kann man erkennen, wenn die Kurven regelmäßig genug sind. Es erweist sich im ganzen die Untersuchung der Reflexe mit der elektrischen Methode als eine sehr fruchtbare, die uns erheblich mehr Aufschluß zu geben vermag als die Untersuchung der Kontraktion allein¹⁾.

Es gelingt auf diesem Wege z. B. nachzuweisen, daß die Eigenreflexe unserer Muskeln (Sehnenreflexe nach alter Nomenklatur) besondere Eigenschaften haben. Bei diesen ist der entstehende Reflexerfolg geradezu ein Abbild des Reizes. Ist der Reiz sehr kurz, so ist die

¹⁾ Siehe P. HOFFMANN: Untersuchungen über Eigenreflexe. Berlin: Julius Springer 1922.

entstehende Bewegung eine Einzelzuckung des Muskels, z. B. Patellarreflex, Achillessehnenreflex. Ist er langdauernd, so wird die Bewegung ein Tetanus.

Wenn man den Eigenreflex durch einen auf den Nerven applizierten Induktionsschlag hervorruft, so bekommt man in der entstehenden Kurve zwei Aktionsströme, von denen der erste auf die indirekte Muskelzuckung, der zweite auf die reflektorische Zuckung zu beziehen ist. In Form können die beiden Ströme außerordentlich ähnlich sein und man kann sie dazu verwenden, die Reflexzeit zu berechnen und evtl. die Nervenleitungsgeschwindigkeit.

Man kann die Aktionsströme in ähnlicher Weise benutzen, um die Refraktärzeit des Rückenmarks zu bestimmen. Es ist dies für Eigenreflexe von P. HOFFMANN, für Fremdre reflexe von ADRIAN und OLMSTED sowie ADRIAN und COOPER durchgeführt worden.

Betrachten wir zunächst die Eigenreflexe, so sehen wir, daß hier die Untersuchung besonders systematisch und mit sehr klarem Resultate durchführbar ist. Am besten eignet sich zur Reflexauslösung die mechanische Reizung.

Diese wird nach P. HOFFMANN¹⁾ durch einen besonderen Doppelschlagapparat gegeben. Als Versuchsobjekt eignen sich besonders die Vorderarmbeuger des Menschen. Es zeigte sich sofort, daß der Reflexerfolg ganz weitgehend durch Bahnung verändert wird. Diese Bahnung kann durch Belastung des Unterarmes nach Belieben meßbar variiert werden. Wenn man die Bahnung nach dem Meßmoment im Cubitalgelenk berechnet, so ergeben sich folgender Werte:

Das absolute Refraktärstadium der Eigenreflexe ist von P. HOFFMANN dadurch bestimmt worden, daß er bei elektrischem Reize prüfte, bis zu welcher Frequenz Reflexe durch das Rückenmark geleitet werden können. Bei Verwendung desjenigen menschlichen Muskels, der die größte Reflexerregbarkeit aufweist und gleichzeitiger größtmöglicher Bahnung durch willkürliche Kontraktion ergaben sich bis noch an 200 Reflexe, die in der Sekunde geleitet werden konnten. Das absolute Refraktärstadium wäre danach etwa 0,005 Sekunden.

Tabelle 6.

Drehmoment auf das Cubitalgelenk in kg cm	Dauer der absoluten und relativen Refraktärphase in Sek.
194	35
40	100
18,3	140
7,2	240
2,85	290

Die Versuche von ADRIAN und OLMSTEDT²⁾ und ADRIAN und S. COOPER³⁾ beziehen sich ausschließlich auf Fremdenreflexe (decerebrierte und dekapitierte Katze). Ihre Ergebnisse sind: Der Muskel geht bei indirekter Reizung mit bis zu einer Frequenz von 400/Sek. Durch das Rückenmark kann man bis zu 240 Erregungen in der Sekunde senden. Kühlt man das Rückenmark der Tiere wesentlich ab (auf 28,5°), so vermindert sich die Maximalfrequenz auf 160 in der Sekunde. Diese hohen Frequenzen werden allgemein nur sehr kurze Zeit ertragen. COOPER und ADRIAN nehmen eine Frequenz als gegeben an, wenn 20 Erregungen in dieser Frequenz hintereinander nachweisbar waren. Durch Ermüdung sinkt die Frequenz äußerst rasch. Mit den Ergebnissen von HOFFMANN beim Menschen sind diese bei Tieren gefundenen wohl nicht ohne weiteres vergleichbar. Fremdre reflexe von solcher Stärke wie bei Tieren können wir beim Menschen nur bei pathologischen Fällen hervorrufen. v. WEIZSÄCKER wies nach, daß die Aktionsströme beim Fluchtreflex denen der willkürlichen Kontraktion durchaus ähnlich sind.

Untersuchung klonischer Reflexe ist besonders beim Fußklonus erfolgt. Man kann hier mit Hilfe der Aktionsströme den organischen Klonus vom hyste-

¹⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 37. 1924.

²⁾ ADRIAN u. OLMSTED: Journ. of physiol. Bd. 56, S. 426. 1922.

³⁾ COOPER, S. u. E. D. ADRIAN: Journ. of physiol. Bd. 59, S. 61. 1924. — Siehe auch BERITOFF: Zeitschr. f. Biol. Bd. 62, S. 125. 1913.

rischen unterscheiden. Der organische Fußklonus entsteht immer durch eine Reihe von Einzelerregungen oder wenigstens sehr kurzer Tetanis, die durch deutliche Pausen, in denen die Innervation ganz ruht, getrennt sind. Der hysterische Klonus zeigt dauernde Erregung, die an- und abschwilt.

Gemeinhin hält man dafür, daß der Fußklonus so entstehe, daß der Ruck des Reflexes als auslösender Reiz für den nächsten wirke. WACHHOLDER und ALTENBURGER sind dieser Meinung entgegengetreten¹⁾. Ihrer Ansicht nach verbieten es die zeitlichen Verhältnisse des mechanischen und elektrischen Effektes anzunehmen, daß der Ursprung der rhythmischen Tätigkeit in einer reflektorischen Wiederreizung der Zentren beruhe. Verf. hat Versuche an Katzen gemacht, um die Angaben von WACHHOLDER und ALTENBURGER zu prüfen. Es ergab sich, daß die Frequenz durchaus abhing vom Drehmoment und Trägheitsmoment des bewegten Teiles. Ich bin deshalb der Ansicht, daß die alte Anschauung doch zu Recht besteht und daß von WACHHOLDER und ALTENBURGER keine eigene innere Rhythmik des Reflexzentrums nachgewiesen wurde.

Die Grundlagen derartiger elektrophysiologischer Versuche behandelt besonders A. FORBES und McKEEN CATTEL²⁾.

Eine andere Fragestellung bezieht sich darauf, ob der einzelne Muskelaktionsstrom bei reflektorischer Reizung eine andere Form hat als bei indirekter oder direkter Muskelreizung. S. ISAYAMA³⁾ untersuchte (unter BRÜCKES Leitung) den Aktionsstrom des Musculus digastricus beim Zungen-Kieferreflex (CARDOT und LAUGIER) des Hundes und verglich ihn mit dem des gleichen Muskels bei indirekter Reizung. Hier findet sich tatsächlich, daß Anstieg und Abfall des Muskelaktionsstroms bei reflektorischer Erregung merklich langsamer verlaufen als bei indirekter Reizung. ISAYAMA führt diese Differenz auf verschiedene Übertragungszeiten in den einzelnen „Partialreflexbögen“ zurück.

m) Zusammenhang von Aktionsstrom und Zuckung.

Welchen Zusammenhang der Aktionsstrom und die Zuckung an sich hat, ist bisher nicht als aufgeklärt zu betrachten, da wir nicht anzugeben vermögen, wie die Elektrizitätserzeugung in die Kette der übrigen Leistung (Wärmeproduktion, mechanische Leistung) eingreift. Wir müssen also die zu beantwortende Frage enger fassen, und da sind wir wohl in der Lage, präzise Angaben zu machen.

1. Welches ist die in der Elektrizitätsbewegung *b* verbrauchte Energiemenge. Diese ist nach A. V. HILLS Berechnung äußerst gering; es wird weniger als $\frac{1}{100\,000}$ der Gesamtenergiemenge zum Hervorbringen des Aktionsstromes verwendet⁴⁾.

2. Sind unter bestimmten Bedingungen Aktionsstrom und Kontraktion trennbar. Dies ist mehrfach angegeben worden. Die weitaus kräftigere experimentelle Basis hat aber die entgegenstehende Ansicht, daß beide nicht trennbar sind. Die Meinung, daß durch Vergiftung (Chinonin) eine Trennung herbeigeführt werden kann, ist durch R. DITTLER glatt widerlegt worden. Nach den sehr sorgfältigen Untersuchungen von EINTHOVEN, HUGENHOLTZ und ARBEITER⁵⁾ verschwindet Zuckung und Aktionsstrom zugleich auch im Falle der Ca-Entziehung auf das Herz, in dem angegeben war, daß der Aktionsstrom weiterbestünde ohne mechanische Leistung.

KLEINKNECHT⁶⁾ untersuchte die Distanz zwischen elektrischem und mechanischem Geschehen bei verschiedenen Temperaturen und findet, daß bei sehr

¹⁾ WACHHOLDER, K. u. H. ALTENBURGER: Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 84, S. 117. 1924.

²⁾ FORBES, A. u. McK. CATTEL: Americ. Journ. of Physiol. Bd. 70, S. 140. 1924.

³⁾ ISAYAMA, S.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 81. 1924.

⁴⁾ HILL, A. V.: Proc. roy. soc. Bd. 92, S. 178.

⁵⁾ EINTHOVEN u. HUGENHOLTZ: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 5, S. 174. 1921. — ARBEITER: Ebenda S. 185.

⁶⁾ KLEINKNECHT, F.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 5. 1924.

niederer Temperatur (0 bis -3°) die Zwischenzeit auf das Dreifache anwachsen kann. Auf Grund dieser Beobachtung nimmt er an, daß es sich beim elektrischen und mechanischen Vorgang um trennbare Dinge handelt.

BERITOFF¹⁾ hat kürzlich die Versuche von v. BRÜCKE wiederholt und etwas erweitert. BERITOFF kommt im Prinzip zu genau den gleichen Schlüssen. Die Größe des Aktionsstroms und die der Zuckung gehen nicht parallel. „Der elektrische Effekt ist nicht von der Bildung derjenigen Spaltungsprodukte, die die Kontraktion erzeugen, abhängig.“

III. Demarkationsströme und Aktionsströme der glatten Muskeln.

Am glatten Muskel findet man ebenso wie am quergestreiften Verletzungsströme. ENGELMANN²⁾ untersuchte den Ruhestrom am Froschmagen. Die Muscularis wurde frei präpariert und vom Längs- und Querschnitte abgeleitet. Der so auftretende Strom ist von der gewöhnlichen Richtung (Querschnitt negativ) doch außerordentlich unbedeutend (oft unter $\frac{1}{1000}$ Daniell). Nimmt man den Magen mehrere Stunden oder einen Tag nach Zerstörung der großen Zentra aus dem Frosch heraus, so erweist sich der Querschnitt meist unmittelbar nach der Anlegung als ziemlich stark negativ. ENGELMANN fand dann Mittelwerte von 0,006—0,008 Daniell. Nach dem Anlegen des Querschnittes sinkt die Stromstärke sehr schnell wie beim Herzen. Nach 15 Minuten ist sie schon fast verschwunden.

Am Schließmuskel von Anodonta haben FICK³⁾ und BIEDERMANN⁴⁾ Demarkationsströme beobachtet. Die erhaltenen Werte sind sehr verschieden vielleicht durch den wechselnden Tonus des Muskels. Der schnelle Abfall der Potentialdifferenz bei den glatten Muskeln ist sehr auffällig und erinnert an den gleichen Vorgang beim Herzen. Ob der Vorgang zurückzuführen ist auf die Zusammensetzung des Muskels aus verhältnismäßig kurzen Zellen, wie ENGELMANN es annimmt, muß vorderhand dahingestellt bleiben.

Während noch FICK damit rechnete, daß die Tätigkeit der glatten Muskeln möglicherweise ohne Bildung eines Aktionsstromes vor sich ginge, sind heute die Angaben über solche schon recht zahlreich, und wir nähern uns immer mehr der Annahme, daß ebenso wie am quergestreiften Muskel, so auch am glatten Muskel elektrische Erscheinungen und mechanische untrennbar seien. Allerdings ist hier eine Einschränkung nötig. Die einwandfreien Nachweise von Aktionsströmen an der glatten Muskulatur sind sämtlich an Muskeln angestellt, die nicht eigentlich als „Tonusmuskeln“ im engeren Sinne betrachtet werden können als Darmmuskulatur, Retraktor capitis des Sipunculus, Magenmuskulatur usw.

An eigentlicher Tonusmuskulatur (Gefäßmuskulatur, glatte Schalenschließer der Muscheln, Fußmuskel der Schnecken) sind Aktionsströme bisher nicht beschrieben. Wenn wir von einer Angabe von F. W. EWALD über „Tonusstrom“ absehen, die zum mindesten einer genauen Nachprüfung bedarf.

Das klassische Objekt zur Untersuchung der Bewegung der glatten Muskulatur, der Froschmagen, ist auch zu Versuchen über Aktionsstrom mehrfach herangezogen worden. [A. v. TSCHERMACK⁵⁾, H. H. FUNKE⁶⁾]. Beide Untersucher kommen hinsichtlich des Vorhandenseins von Aktionsströmen zu sehr deutlich positiven Resultaten.

Die Formen der elektrischen Kurve sind ziemlich variabel, aber man kann doch daraus entnehmen, daß es sich selbst bei sehr gedehnten Kontraktionen um Einzelerregungen handelt.

¹⁾ BERITOFF, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 119. 1924.

²⁾ ENGELMANN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 15, S. 116. 1877.

³⁾ FICK: Beiträge zur Physiologie der irritablen Substanz. Braunschweig 1863.

⁴⁾ BIEDERMANN, W.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 91. 1885.

⁵⁾ v. TSCHERMACK, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 175, S. 165. 1919.

⁶⁾ FUNKE, H. H.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 6, S. 198. 1921.

An den Kopfretractor Muskeln von *Sipunculus nudus* konnte FUCHS¹⁾ deutliche negative Schwankungen bei Reizungen des Bauchstranges erzielen. Sehr bemerkenswert ist die Angabe von FUCHS, daß es nicht gelang, einen Tetanus der Muskulatur hervorzurufen, auch wenn der Muskel in dauernder Kontraktion verharrte, so waren doch nur in sehr großem Abstände Aktionsströme hervorzurufen.

Am Oesophagus der Schnecke *Aplysia* untersuchte DITTLER²⁾ die Aktionsströme. Er fand auch hier, daß die Kontraktion beim Ablauf spontaner Wellen sicher eine Einzelreizung ist. Im ganzen erwies sich dies Objekt als recht günstig für die Untersuchung. Der Ablauf der elektrischen Vorgänge ist in diesem Falle außerordentlich langsam, die Wellen erlöschen oft schon zwischen den beiden Ableitungselektroden, so daß einphasische Ströme resultieren. Vor- und Nachschwankungen, wie sie z. B. beim Ureter festgestellt werden können, findet man an diesem Objekte nicht. Es bewegt sich eine einfache Negativitätswelle über den Muskelschlauch.

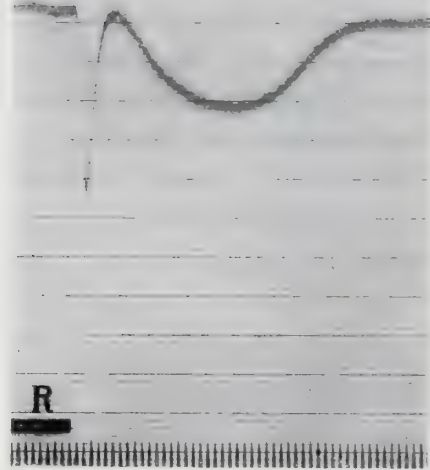


Abb. 163. Aktionsströme des Kaninchenoesophagus. Längsquerschnittableitung. Elektrodenabstand 8 mm. Unten Zeit in $\frac{1}{60}$ Sekunde. (Nach BRÜCKE u. INOUE.)

Im Oesophagus der Säuger sind glatte und quergestreifte Muskeln nebeneinander vorhanden. Die Untersuchung der Aktionsströme ist hier durch E. TH. v. BRÜCKE³⁾ erfolgt.

Es ist zur Untersuchung der monophasische Ableitung sehr empfehlenswert. Man erhält einen durchschnittlichen Längsquerschnittstrom, wenn dieser auch schwach ist (bis zu $\frac{3}{1000}$ Volt). Die Reaktion ist verschieden, je nach dem Teile des Oesophagus, den man untersucht (Kaninchen). Nach dem kardialen Ende hin nehmen die glatten Muskelfasern zu. In den oberen Teilen erhält man bei Einzelreiz auf den N. vagus negative Schwankungen, die denen der quergestreiften Muskeln entsprechen. Leitet man tiefer kardialwärts ab, so folgt der schnellen Schwankung eine sehr gedehnte (s. Abb. 163). Die Anstiegszeit beträgt für diese letztere bei $30^\circ \frac{2}{10} - \frac{3}{10}$ Sekunden. Legt man die Querschnittselektrode kardialwärts, die Längsschnittselektrode oralwärts, so kann es vorkommen, daß nur in der Gegend der ersteren glatte Muskulatur energisch in Tätigkeit tritt und daß damit eine positive Schwankung des Stromes vorgetäuscht wird. Bei dem Ablauf einer normalen Schluckwelle (erzeugt durch Reizung des Nerv. laryng. sup.) ist

der elektrische Effekt oszillatorisch. Es liegt ersichtlich eine tetanische Reaktion der quergestreiften Muskulatur vor. In diesen Versuchen wurden nur die oralen Teile des Oesophagus untersucht.

Zu sehr eleganten und wichtigen Resultaten kam E. TH. v. BRÜCKE⁴⁾ am Retractor penis des Hundes.

Hier findet man sehr deutliche elektrische Schwankungen, deren Frequenz und Amplitude stark variieren kann nach dem Grade des „Tonus“, unter dem sich der Muskel befindet und der hier ersichtlich ein Tetanus ist. Die Stärke des Tonus hängt von den Nerven ab. N. pudicus (sympathisch) wirkt fördernd, die sakral autonomen Nerven wirken hemmend bis zum Verschwinden der elektrischen Effekte. Der Ablauf der elektrischen Oszillationen während dieses Tonus ist, verglichen mit der der quergestreiften Muskeln im Tetanus, äußerst langsam (Abb. 164). Eine ganze doppelphasische Welle dauert mehrere Sekunden. Die Anstiegddauer des Stroms wird zu etwa 2 Sekunden angegeben. Die Potentialdifferenz für jede Phase ist etwa $\frac{1}{1000}$ Daniell. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswellen schwankt zwischen 0,9 und 7 mm in der Sekunde. Die

¹⁾ FUCHS, R. F.: Dtsch. med. Wochenschr. 1909.

²⁾ DITTLER, R.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 141, S. 527.

³⁾ v. BRÜCKE, E. u. SATAKE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 208. 1913. v. BRÜCKE, E. u. INOUE: Ebenda Bd. 145, S. 152. 1912.

⁴⁾ v. BRÜCKE, E. TH.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 133, S. 313. 1910; Bd. 136, S. 502. 1910.

Richtung der Fortbewegung ist vom hinteren zum vorderen Ende des Muskels, wenn man nicht eine Stelle des Muskels lokalisiert abkühlt, in solchem Falle geht die Erregung von dieser Stelle aus. Es ist hier gelungen, einen „Tonus“ als einen sicheren Tetanus nachzuweisen. Es liegt nahe daran zu denken, daß auch die wahren Tonusmuskeln sich im Grunde ebenso verhalten, wie dies BRÜCKE auch für möglich erklärt. Natürlich sind wir damit der Pflicht des Beweises nicht überhoben, und dieser ist bei einer eigentlichen Tonusmuskulatur bisher nicht gelungen. Die Angaben über Aktionsströme der Gefäßmuskulatur müssen mit äußerster Skepsis aufgenommen werden.

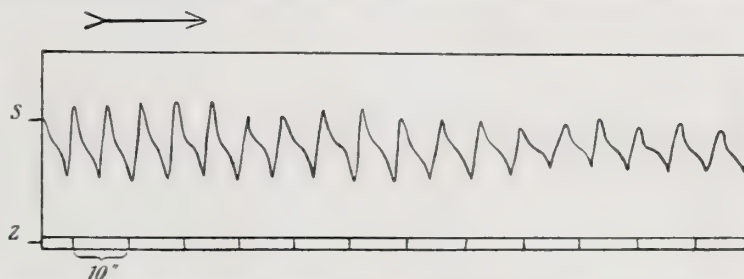


Abb. 164. Nachgezeichnete Saitengalvanometerkurve der Aktionsströme des M. retr. penis des Hundes. Unten Zeit in 10 Sekunden. (Nach v. BRÜCKE.)

Auch über die Ströme des Ureters verdanken wir v. BRÜCKE eine genaue Studie. Diese zeigen einen sehr komplizierten Verlauf. Von dem Vorbeilaufen einer einfachen negativen Welle kann hier nicht die Rede sein. Es treten Nebeneffekte hinzu. Die Hauptschwankung entspricht einer derartigen Negativitätswelle. Die auftretende Potentialdifferenz ist sehr verschieden. Als Grenzfälle gibt v. BRÜCKE 0,0003 und 0,003 Daniell an. Die Nebenwellen lassen sich dann in ein System bringen, wenn man annimmt, daß „während des Ablaufens einer peristaltischen Welle jede Stelle des Harnleiters eine dreifache Änderung ihres elektrischen Potentials relativ zu einer ruhenden Stelle zeigt, was sich im Elektrogramm im Auftreten der positiven Vorschwankung, der

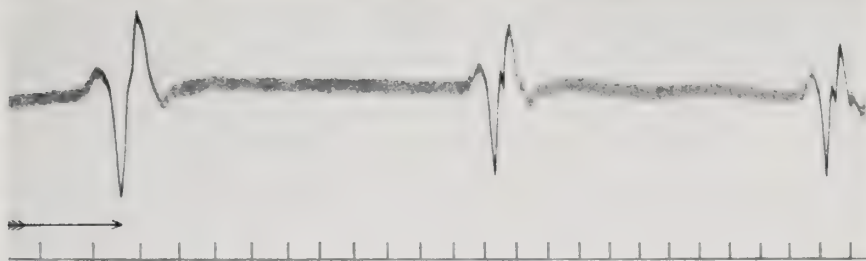


Abb. 165. Normale Ureterelektrogramme. Zunehmende Verlängerung der Intervalle zwischen der ersten und zweiten Hauptschwankung und zwischen letzterer und der Schlußschwankung. Elektrodenstrecke 12 mm. Man beachte den ungleichmäßigen Trommelgang. (Nach ORBELI u. v. BRÜCKE.)

negativen Hauptschwankung und der positiven Nachschwankung zu erkennen gibt“. Wie die spontanen Wellen in ihrem elektrischen Potential aussehen, erkennt man aus Abb. 165. Wodurch die beiden positiven Schwankungen entstehen, läßt sich nicht definitiv entscheiden. Setzt man den Ureter in Analogie mit dem Darm, so könnte die erste positive Phase wenigstens mit der der Peristaltik vorangehenden Erschlaffung in Zusammenhang stehen.

Die Aktionsströme des Darmes weisen allerdings nach den Versuchen von ALVAREZ keine derartigen Schwankungen auf. (ALVAREZ gebraucht allerdings ein sehr langsam schwingendes Galvanometer.) Hinsichtlich des Uterus sind wir noch sehr schlecht über

Aktionsströme unterrichtet. (C. FOÀ¹⁾) macht folgende Angaben: Der gravide Uterus des Meerschweinchens läßt bei seinen wehenartigen Kontraktionen Aktionsströme ableiten, die die diskontinuierliche Natur des Prozesses erweisen. Die Bewegungen des nicht graviden Uterus, die durch Mutterkorn hervorgerufen werden, zeigen keine Aktionsströme. BLUMENFELD und DAHLMANN²⁾ haben offenbar sehr mit technischen Schwierigkeiten zu kämpfen gehabt, so daß ihre Ergebnisse uns auch keine wesentliche Aufklärung weiter gebracht haben. Jedenfalls liegt einer Wehe eine tetanische Erregungsform zugrunde.

Die Eleganz der Ergebnisse von v. BRÜCKE wird nur noch in den Untersuchungen über die Aktionsströme des Warmblüterdarmes von W. C. ALVAREZ und L. I. MAHONEY³⁾ erreicht.

Die Untersucher konstruierten sich für den Zweck besondere Elektroden, die mit Klammern am Darm befestigt werden. Sie benutzen kein Saitengalvanometer, sondern ein sehr empfindliches Drehspulengalvanometer. Der Darm zeigt gleichmäßige elektrische Oszillationen, die im allgemeinen mit den Kontraktionen parallel gehen, insofern eine elektrische Schwankung auf eine Kontraktion kommt. Die Kontraktionen sind also wie beim Froschmagen Einzel-erregungen. Die Frequenz der elektrischen Oszillationen ist für den betreffenden Darmteil spezifisch und nimmt vom Duodenum zum Rectum hin ab. Es ist bemerkenswert, daß auch dann noch rhythmische elektrische Schwankungen abzuleiten sind, wenn der Darm mechanisch in völliger Ruhe steht. Auch von der Ringmuskelschicht, die nach ihrer Abtrennung von der Längsmuskelschicht in völliger Ruhe verharret, sind noch Aktionsströme ableitbar, die das gleiche Gepräge tragen.

IV. Ruheströme des Nerven.

Der Ruhestrom des Nerven folgt denselben Gesetzen wie der des Muskels. Es gelten folgende Regeln: 1. Der unverletzte, an allen Stellen gleichmäßig temperierte Nerv läßt keinen Strom ableiten. Bei verletzten verhält sich die verletzte Stelle elektrisch negativ gegenüber den übrigen. Die auftretende Potentialdifferenz eines derartigen Stromes beim Nerven ist immer bedeutend geringer als beim Muskel. Man kann aus der Literatur folgende Daten entnehmen (zitiert nach NAGELS Handbuch IV, S. 864):

Tabelle 7. Markhaltige Nerven.

Nervenart	PD. in V.
Frosch, Ischiadicus . .	0,026
Torpedo el. Nerv . . .	0,011
Katze, Lumbalwurzel . .	0,026
Katze, Ischiadicus . . .	0,017
Hund, „ . . .	0,024
Kaninchen „ . . .	0,028

Die neuesten Messungen über diesen Gegenstand sind von E. KOCH⁴⁾ durchgeführt worden. Er hat vor allem Messungen am menschlichen Nerven vorgenommen und festgestellt, daß der Ruhestrom dieses ebenso wie der des Affen- und Pferdenerven sehr gering ist, ca. 6—7 MV. Er gibt die Regel an, daß die Kraft des Stromes im umgekehrten Verhältnis zum Bindegewebsreichtum des Nerven steht. Bindegewebsarm sind Kaninchen, Katze und Hund. Diese haben demnach starke PD. Bindegewebsreich sind dagegen Pferd, Affe und Mensch. Außergewöhnlich hohe Werte für die Stromstärke wurden in einem Falle

¹⁾ FOÀ, C.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27 (Ergänzungsband), S. 319. 1914.

²⁾ BLUMENFELD u. DAHLMANN: Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 75. 1914.

³⁾ ALVAREZ, W. C. u. L. I. MAHONEY: Americ. journ. of physiol. Bd. 59, S. 421. 1922; Bd. 59, S. 431. 1922; Bd. 64, S. 371. 1923.

⁴⁾ KOCH, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 81. 1924.

von Phthise gefunden, sehr geringe bei Tabes mit teilweiser Degeneration. An dem in der Leiche gebliebenen Nerven sinkt der Längsquerschnittsstrom rascher ab als bei dem gleich nach dem Tode herausgenommenen Nerven, der in Ringer aufbewahrt wurde.

Tabelle 8. Marklose Nerven.

Nervenart	PD. in V.	
Eledone moschata, Mantelnerv .	0,026	FUCHS
Hummer, Scherenerv	0,048	L. FRÉDÉRIC
Hecht, Olfactorius	0,022	KÜHNE

Die marklosen Nerven sind also in dieser Richtung bevorzugt; ob dies durch das Vorhandensein der Scheiden zu erklären ist, wie z. B. KÜHNE für möglich hält, kann bisher nicht entschieden werden. Wegen der Möglichkeit einer inneren Nebenschließung ist es sicher möglich, daß die abgeleitete Potentialdifferenz bedeutend geringer ist als die wirklich vorhandene. F. KEIL und E. MÜHLAUER¹⁾ haben darüber Versuche angestellt.

Wenn man den Nerven auf einige Stunden in ein Gemisch von $\frac{1}{3}$ Ringerlösung und $\frac{2}{3}$ Traubenzuckerlösung legt, so ist die elektromotorische Kraft des Verletzungsstromes (mit konzentrierter HCl angelegt) etwa doppelt so groß wie die des in Ringer aufbewahrten Nerven.

Die Verhältnisse, wie sie durch verschiedene Distanz der Ableitungselektroden voneinander und vom Querschnitt herveigeführt werden, lassen sich am leichtesten nach der Methode der Wanderelektrode [E. KOCH²⁾] untersuchen. Das Maximum der PD. wird dann erreicht, wenn die Längsschnittelektrode 10–15 mm vom Querschnitt entfernt liegt. Eine Veränderung der Lage des Maximums mit der Zeit, wie sie beim Muskel eintritt, läßt sich beim Nerven nicht nachweisen, sofort nach Anlegung des Querschnittes beginnt der Nervenstrom abzusinken bis zum völligen Verschwinden.

Die Frage der Entstehungszeit des Verletzungsstromes beim Nerven ist nicht besonders bearbeitet worden. Das Interesse ist naturgemäß beim Muskel ein ganz paralleles, und da beim Nerven die Erregungsvorgänge sich entschieden schneller abspielen als bei diesem, so ist er ein viel schlechteres Objekt zur Bestimmung der sicherlich nur äußerst kurzen Zeit. Von der Art der Anlegung der Verletzung ist der Strom ebenso wenig abhängig wie beim Muskel.

Über den Längsquerschnittsstrom des degenerierenden und regenerierenden Warmblüternerven verdanken wir eine genaue Studie E. KOCH³⁾. Es stellt sich heraus, daß im Nerven der Ruhestrom bei der Degeneration schließlich völlig schwindet, so daß KOCH nach 10 Tagen beim Warmblüter, nach 30 Tagen beim Frosch überhaupt keinen Strom mehr konstatieren konnte (Bestätigung von SCAFFIDI). (Die überhaupt zu messenden Potentialdifferenzen waren unregelmäßig gerichtet und blieben unter 1 mV.) Nimmt man systematisch das Längenspannungsdiagramm eines mindestens 40 mm langen Nervenstückes nach der Durchschneidung auf, so zeigt sich, daß die Degeneration des Nerven äußerst schnell einsetzt. Schon 24 Stunden nach der Operation ist der maximale Strom auf weniger als die Hälfte gesunken, nach zweimal 24 Stunden ist er schon fast ganz verschwunden (s. Abb. 166).

Sehr eigenartig sind die Verhältnisse 4 Tage nach der Durchschneidung. Hier findet sich an und nahe der Schnittstelle eine ziemlich starke (bis 8,4 mV) Positivität gegenüber dem übrigen Nervenstück. Diese verschwindet aber in den nächsten Tagen wieder und dann ist an dem degenerierten Nervenstück überhaupt keine Potentialdifferenz mehr nachweisbar. Dabei bleibt es bis zum Einsetzen der Regeneration.

¹⁾ KEIL, F. u. E. MÜHLAUER: Cremers Beitr. f. Physiol. Bd. 2, S. 89. 1923.

²⁾ KOCH, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 537. 1923.

³⁾ KOCH, E.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 402. 1925. Hier auch Literatur, unter dieser besonders zu nennen: V. SCAFFIDI: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 11, S. 339. 1910 (Vers. am Froschnerven); G. VIALE: Arch. di fisiol. Bd. 16, S. 113. 1916 (Meerschweinchenerven).

Der Nerv zeigt, wie der Muskel bei verschiedener Temperatur der Ableitungsstellen, Ströme. Allerdings sind die Verhältnisse komplizierter wie beim Muskel, insofern beim Kaltblüternerven bei 18° ein deutliches Maximum des Stromes zu finden ist. Von $0-18$ nimmt der Strom mit der Temperatur zu, von $18-32$ wieder ab¹⁾. Daß die Wirkung der Temperatur auf den Nerven keine ganz einfache ist, ersehen wir auch aus den Versuchen von BROEMSER über die Leitungsgeschwindigkeit.

Auch die genauen Versuche von VERZÁR²⁾ zum gleichen Thema zeigen, daß eine einfache Temperaturwirkung nicht besteht. Zwischen 0° und 20° ist ohne Ausnahme die warme Stelle positiv gegen die kalte. Dabei ist ebenso Temperaturänderung am Längsschnitt wie am Querschnitt wirksam, im Gegensatz zum Muskel. Der thermisch aktive Faktor ist am

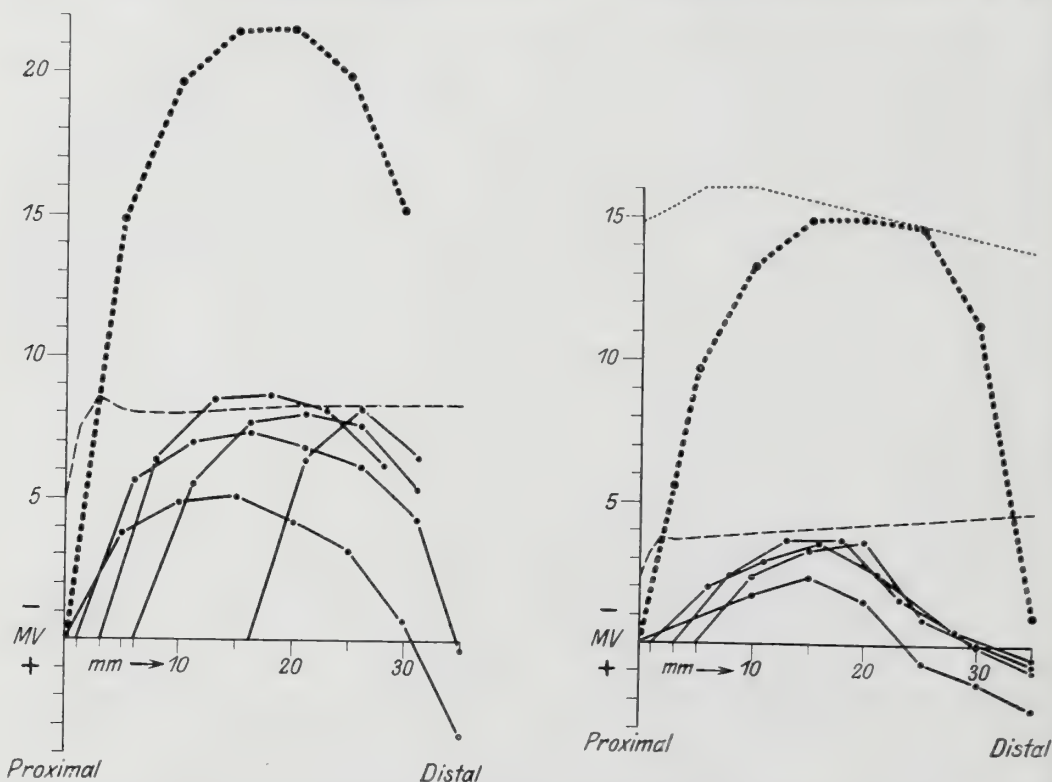


Abb. 166. Längen-Spannungsdiagramm vom Tibialis des Kaninchens nach E. KOCH. Peripherer Nervenstumpf 24 und 48 Stunden nach der Durchschneidung. Stark punktiert das Längenspannungsdiagramm des normalen Nerven. (Nach E. KOCH.)

Querschnitt ein anderer als am Längsschnitt, denn der Querschnitt verhält sich höheren Temperaturen gegenüber resistenter als der Längsschnitt, und die Stromänderungen am Querschnitt sind kleiner als am Längsschnitt. Bei Verwendung von Temperaturen über 20° werden die Ergebnisse allgemein unregelmäßig.

Die Temperaturempfindlichkeit des Längs- und Querschnittes beschreiben auch GALEOTTI und PORCELLI³⁾, aber sonst sind ihre Resultate denen von BERNSTEIN und VERZÁR denkbar entgegengesetzt. Ihre Regel lautet: Die wärmere Nervenstelle ist der kälteren gegenüber negativ. VERZÁR führt die Differenz der Resultate wenigstens teilweise darauf zurück, daß GALEOTTI und PORCELLI Temperaturen verwendet haben, die mit Sicherheit eine Schädigung ausüben.

Ein gewisses Interesse knüpft sich an die Beobachtung des sog. Axialstromes des Nerven⁴⁾. Leitet man von den beiden Querschnitten eines herausgeschnittenen Nervenstückes gleichmäßig ab, so findet man in den meisten Fällen eine PD. Diese fällt so aus, daß der Strom im Nerven der physiologischen Leitungsrichtung entgegengesetzt gerichtet

1) BERNSTEIN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 92, S. 551. 1902.

2) VERZÁR: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 143, S. 252. 1912.

3) GALEOTTI u. F. PORCELLI: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 11, S. 317. 1910.

4) DU BOIS-REYMOND: Ges. Abh. Bd. II, S. 196.

ist. Die verschiedenen an diese Beobachtung geknüpften Hypothesen können wir hier übergehen, da durch O. WEISS nachgewiesen worden ist, daß der Axialstrom dadurch zustande kommt, daß das Bindegewebe in den peripheren Teilen des Nerven viel mächtiger ist als in den zentralen. Der zentrale Querschnitt wirkt infolgedessen stärker und erzeugt so den Strom.

Die Geschwindigkeit des Verschwindens des Verletzungsstromes beim Nerven wurde von ENGELMANN¹⁾ untersucht. Die PD. fällt am Ischiadicus des Frosches in 1–2 Stunden auf etwa die Hälfte, nach 20–24 Stunden auf 5–8% des Anfangswertes.

V. Aktionsströme des Nerven.

Die elektrische Veränderung bei der Tätigkeit des Nerven läßt sich im allgemeinen genau in derselben Weise beschreiben wie beim Muskel, indem man sagt, daß eine Negativitätswelle über den Nerven hinläuft. Je nach der Ableitung von einer verletzten und einer unverletzten oder von zwei unverletzten Stellen erhält man dann monophasische und diphasische Stromschwankungen für das Vorüberlaufen einer Erregungswelle. Da die elektrische Veränderung beim Nerven sehr viel flüchtiger ist als beim Muskel, so stellt die Untersuchung sehr hohe Anforderungen an das Registrierinstrument. Erst in neuerer Zeit haben wir genaueren Aufschluß über den Verlauf der elektrischen Schwankung am Nerven erhalten, und auch da sind noch eine Reihe von Widersprüchen zu lösen. Man kann in zwei Wegen vorgehen, um einen sicheren Anhalt über den wahren Stromverlauf zu gewinnen.

1. Kann man durch mathematische Analyse der Capillarelektrometerkurven, oder auch Saitengalvanometerkurven, den Stromverlauf errechnen oder man verstärkt den Strom durch eine Elektronenröhrenvorrichtung und läßt ihn dann auf ein Registriersystem wirken, das sicher oder wenigstens fast ganz ohne Latenz arbeitet (Kathodenstrahl in BRAUN-Röhre oder Oszillograph).

BROEMSER²⁾, der sich des EINTHOVENschen Galvanometers bedient, dessen Kurven er korrigierte, kommt zu Resultaten, die, wenn sie sich bestätigen sollten, geeignet sind, unseren Vorstellungen über die Nervenleitung eine andere Wendung zu geben.

Beim herausgeschnittenen Froschischiadicus sind die entstehenden Ströme auch bei Längsquerschnittableitung nicht einphasisch, sondern mehrphasisch. BROEMSER versucht dies theoretisch durch Annahme von Reflexionen an den Schnittstellen zu erklären.

Die elektrischen Schwankungen folgen sich nämlich in solcher Zeit, wie sie die Erregung brauchen würde, um von der Ableitungsstelle, die sich sehr nahe dem einen Querschnitt befindet, durch den Nerven nach dem anderen Querschnitt und zurückzulaufen. Die Anordnung ist folgende (s. Abb. 167):

d und e sind die Ableitungsstellen, a und e die Querschnitte. Reize ich bei b , so würde eine Erregungswelle von hier aus in der Richtung gegen e fortschreiten, die in der Richtung

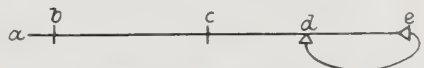


Abb. 167. (Nach BROEMSER.)
(Erklärung im Text.)

gegen a fortschreitende würde sofort reflektiert, sich mit der ersten vereinigen und gar nicht von ihr zu trennen sein. Es würde also zu einer Erregung kommen, die in dem herausgeschnittenen Nervenstück hin und her pendelte. Es würden Ausschläge hervorgerufen werden, wie sie in Abb. 168 dargestellt sind. Einen derartigen Verlauf hat nun BROEMSER tatsächlich durch Kurvenkorrektur errechnen können. Reizt man den Nerven in c , so ergibt sich theoretisch bei

¹⁾ ENGELMANN, TH. W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 15, S. 140. 1877.

²⁾ BROEMSER, PH.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 79, S. 161. — v. BRÜCKE, E.: Ebenda S. 165.
(Bedenken gegen die BROEMSERschen Anschauungen.)

Annahme von Reflexion und Dekrement ein anderer Stromverlauf, wie er nämlich in Abb. 169 zu sehen ist (ausgezogene Linie). Es würden die Perioden der Saitenbewegung jetzt halb so groß sein als im vorhergehenden Falle. BROEMSER findet auch dies verwirklicht. Im ersten Fall (Reizung an einem Ende) ergibt

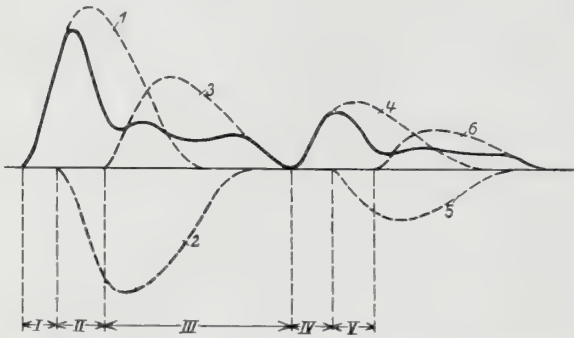


Abb. 168. Erklärung im Text. (Nach BROEMSER.)

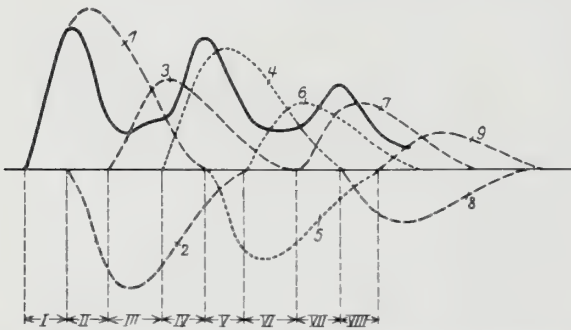


Abb. 169. Erklärung im Text. (Nach BROEMSER.)

sich eine Periode von 0,004, im zweiten (Reizung in der Mitte) von 0,002 Sekunden.

Nach diesem Ergebnisse stellt BROEMSER die Frage nach den Reflexionen, die vorher als nicht vorkommend bezeichnet wurden, energisch zur Diskussion. v. BRÜCKE¹⁾ tritt BROEMSERS Meinung entgegen, weil er die verwendete mechanische Reizung für ungeeignet hält, ferner weil die Begegnung von Erregungswellen im Nerven eine wenigstens teilweise Auslöschung derselben zur Folge haben müßte.

Es stehen somit der BROEMSERschen Auffassung allerlei Schwierigkeiten im Wege, die noch zu lösen sind. Wir haben es aber unter allen Umständen mit sehr beachtenswerten Ergebnissen zu tun, um so mehr, als auch mit anderer Methodik (Verstärker und BRAUN-Röhre) derartige Oszillationen gefunden worden sind, die allerdings anders erklärt werden.

Eine absolut latenzfreie Aufzeichnung der Ströme durch Verstärker und BRAUN-Röhre erreichten GASSER und ERLANGER²⁾.

In ihren Kurven fällt die außerordentliche Kürze und Steilheit auf. Der Anstieg ist sehr schnell, er ist in 0,54 Sigmen bereits beendet, auch der erste Teil des Abfalles ist äußerst steil.

Man erkennt in den Kurven die große Differenz des Ergebnisses, wenn man eine unkorrigierte Saitengalvanometerkurve mit der GASSERSchen vergleicht.

Korrigierte Capillarelektrometerkurven kommen den von GASSER gegebenen Werten noch am ehesten nahe. GOTCH und BURCH³⁾ finden als Anstiegszeit beim Froschnerven bei 6° 0,5 Sigmen, ADRIAN⁴⁾ bei 13° 0,7 Sigmen. Die Versuche von GASSER und ERLANGER sind allerdings bei einer Temperatur von 25° durchgeführt. Es ist nun allerdings zweifelhaft, ob die Wirkung der Temperatur auf die Nervenleitung so groß ist, wie wir sie uns besonders nach den Versuchen von SNYDER vorgestellt haben. BROEMSER⁵⁾ gibt an, daß sich die Nervenleitungsgeschwindigkeit mit der Temperatur nur proportional der absoluten Temperatur ändert und nicht nach der R.G.T.-Regel.

¹⁾ v. BRÜCKE: Zeitschr. f. Biol. Bd. 79, S. 161. 1923.

²⁾ GASSER u. ERLANGER: Americ. journ. of physiol. Bd. 62, S. 496. 1922.

Verhandl. d. internat. Kongr. in Edinburgh 1923.

³⁾ GOTCH u. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London Bd. 63, S. 300. 1898.

⁴⁾ ADRIAN: Journ. of physiol. Bd. 55, S. 193. 1921.

⁵⁾ BROEMSER, TH.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 73, S. 19. 1921.

GASSER und ERLANGER¹⁾ untersuchten nach der gleichen Methode auch Nerven von Warmblütern und finden hier einen äußerst kurzen Verlauf der Ströme. Sie dauern im ganzen nur 1–2 Sigmen.

Es ist ferner besonders in Hinblick auf die Versuche von BROEMSER wichtig, daß auch GASSER und ERLANGER Oszillationen im absteigenden Teile ihrer Kurven finden.

Es gibt Nerven, die keine solchen weiteren Oszillationen zeigen, sondern wirklich nur einen Ausschlag, wie es die alte Elektrobiologie annahm. Unter diesen ist besonders der N. phrenicus zu nennen. Im Froschischia-
dicus findet man vier, im N. saphenus des Hundes zwei Wellen. Es ist sehr bemerkenswert, daß diese Wellen erst deutlich werden, wenn die Erregung bis zu der Ableitungsstelle eine gewisse Strecke durchlaufen hat. Sie werden immer weiter voneinander getrennt, je länger diese Strecke ist. Wenn man annimmt, daß

in dem Nerven verschiedene Fasern liegen, die eine verschiedene Leitungsgeschwindigkeit haben, so kann man die Wellen erklären. Dann kommt man für die einzelnen Teile des Froschischia-
dicus zu folgenden Geschwindigkeiten (in m): 22°. a) 42, b) 23, c) 14, für den Saphenus des Hundes a) 80, b) 46 m/sec.

Diese verschiedenen Fasern, die in den Kurven die α -, β -, γ -, δ -Wellen erzeugen, haben nicht nur verschiedene Leitungsgeschwindigkeit, sondern auch verschiedene Reizschwelle. Ebenso sind die refraktären Phasen different, in den langsamer leitenden Fasern länger. Es gelingt auf diesem Wege, die einzelnen Wirkungen zu sondern. Durch einen schwachen Reiz kann man den α -Prozeß allein erregen, ohne daß es zu β und γ kommt. Die Refraktärphasen für die drei Faserarten waren in einem Experimente z. B. α 1,42, β 2,96, γ 4,46 Sigmen.

Ferner kann man folgendermaßen verfahren. Man erregt zuerst durch einen für α maximalen, für β und γ aber noch subminimalen Reiz den Prozeß α allein, dann reizt man, während für α noch Refraktärperiode herrscht, mit einem viel stärkeren Reize und erhält nun β und γ allein. Man kann auch durch eine entgegenkommende Erregung α nur diese auslöschen, β und γ bleiben bestehen.

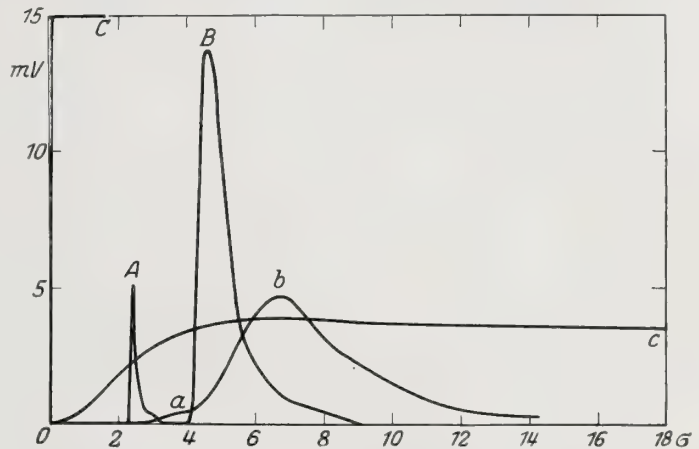


Abb. 170. Umzeichnung der Ergebnisse aus den Versuchen mit Verstärker und Braunröhre. Vergleich des hierdurch erkannten wahren Verlaufes mit dem der unkorrigierten Saitengalvanometerkurve. A der durch Einbrechen des Reizstromes auftretende Stromstoß; B der Nervenaktionsstrom (Braunröhre); a und b die entsprechende unkorrigierte Saitengalvanometerkurve; C Einschaltung von 15 mV Eichkurve der Braunröhre; c dasselbe beim Saitengalvanometer. (Nach GASSER und ERLANGER.)

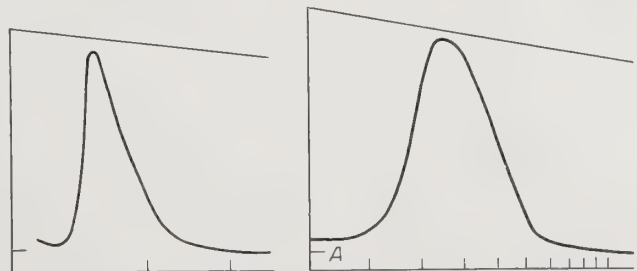


Abb. 171 a u. b. a) Aktionsstrom Kaninchen tibialis. Temp. 36,6°. Unten Zeit in Sigmen. b) Phrenicus des Hundes. Zeit in 0,2 Sigmen. Die schrägen Linien oben sind Eichkurven des Instruments, geschrieben mit 15 mV. (Nach GASSER und ERLANGER.)

¹⁾ GASSER, H. S. u. ERLANGER: Americ. journ. of physiol. Bd. 63, S. 417. 1923.

Es erweist sich noch bei sehr genauer Analyse, daß auch die Welle einer einzigen Art, z. B. α , sich im Verlauf der Leitung in ihrer Form ändert, dadurch, daß auch die Fasern ein und derselben Art nicht ganz gleich schnell leiten. Es wird hierdurch die Form der Aktionsstromwelle im Verlauf der Leitung gedehnter, das Gipfelmaximum fällt später als es fallen würde, wenn alle Nervenfasern die maximale Leitungsgeschwindigkeit behielten.

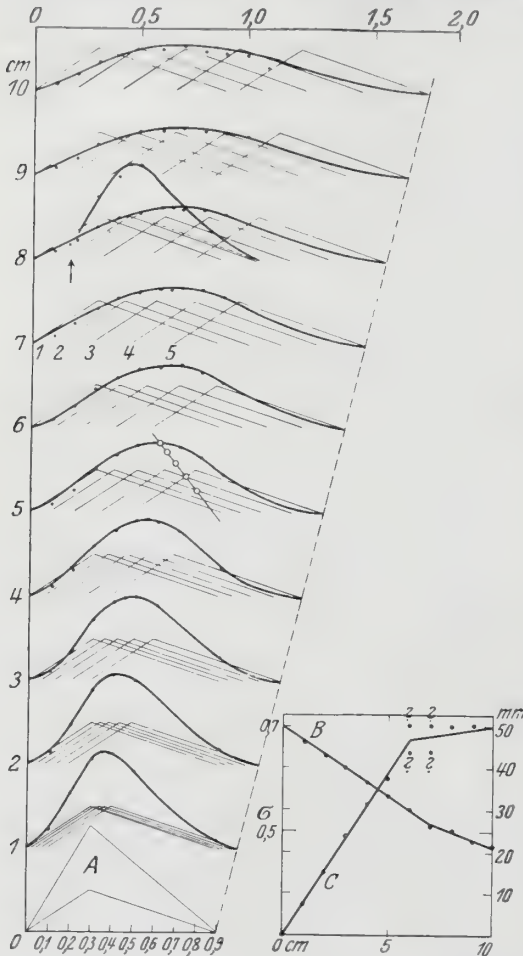


Abb. 172. Veränderung der Schwankung des Nerven mit dem zurückgelegten Leitungswege und Konstruktion aus den Einzelschwankungen in den verschieden schnell leitenden Fasern. Die Kurve wird im Verlauf der Leitung immer flacher und gedehnter. Die Anstiegszeit bis zum Gipfel nimmt zu, die Amplitude ab. Diese letzteren Verhältnisse sind noch in dem kleinen Diagramm rechts unten gesondert dargestellt. C Anstiegszeit; B Amplitude. Abszisse, Leitungsweg. (Nach GASSER und ERLANGER.)

Wenn nun feststellbar ist, daß die Aktionsstromwellen α eine Leitungsgeschwindigkeit zwischen 39,8 und 26,5 m/Sek. haben, so kann man errechnen, daß nach einer durchlaufenen Strecke von mehr als 10 cm überhaupt keine absolut refraktäre Periode mehr auftritt (beim Ochsenfrosch). Nimmt man die am weitesten auseinanderliegenden Leitungsgeschwindigkeiten im Froschnerven überhaupt α und δ (42 m und 10 m/Sek.), so ist schon nach einer durchlaufenen Strecke von 2 cm kein absolut refraktäres Stadium feststellbar.

Nach diesen Erfahrungen kann man die wirklichen genauen zeitlichen Verhältnisse der Aktionsstromwelle nur an der Stelle des Reizes selbst feststellen. Dies ist schwierig wegen des gelegentlich sehr intensiven Reizeinbruches. Es gelingt diesen von der registrierten

Auch die Wirkung der Erregung nur eines Teiles der Fasern läßt sich nun genau verfolgen. Wenn nur ein Teil erregt ist, so werden die unerregten Fasern als Nebenschluß wirken und das erreichte Potential sollte proportional sein der Zahl der gereizten Fasern. Die Prüfung erfolgt in folgender Weise: Der Nerv (Ischiadicus des Frosches) wird in seinem zentralen Ende abgeleitet, die beiden peripheren Äste Tibialis und Peroneus werden auf verschiedene Reizelektroden gelegt; so ergibt sich, daß die Amplitude des entstehenden Aktionsstromes bei Reizung des Tibialis und des Peroneus allein addiert der gemeinsamen Reizung beider entspricht, und daß auch das Flächenstück, das die Aktionsstromkurve umschreibt, als Integral $dt \cdot P$ bei gemeinsamer Reizung so groß ist wie die Summe der einzelnen Reizung. Dies kann nur so zustande kommen, daß unerregte Fasern als Nebenschluß für die erregten wirken, ungefähr proportional zu ihrer Zahl, und daß bei allgemeiner Reizung diese gegenseitige Nebenschließungswirkung gleich Null ist. Für den Fall, daß die Phasenverschiebung der einzelnen Wellen eintritt, müssen wir ebenfalls eine solche Nebenschlußwirkung annehmen.

Wenn wir annehmen, daß die Refraktärphase des Nerven mit dem Beginn des Aktionsstromes eintritt, was mit größter Wahrscheinlichkeit richtig ist, so wird sich aus dem Gesagten noch folgendes ergeben: Da die Wellen in den einzelnen Fasern nicht gleich schnell laufen, wird in einiger Distanz von der Reizstelle schon ein Aktionsstrom sich entwickeln, wenn einige Fasern noch gar nicht in Erregung sind (die langsam leitenden); dann wird man also finden, daß bereits ein Aktionsstrom besteht, aber doch noch kein refraktärer Zustand. Ebenso verhält es sich mit dem Ende. Der refraktäre Zustand des Gesamtnerven verschwindet, wenn der der am schnellsten leitenden Faser verschwindet. Es muß also die Refraktärphase mit dem Leitungswege in gesetzmäßiger Beziehung stehen, was sich auch experimentell nun wirklich erweisen läßt.

Kurve zu subtrahieren und dadurch den wahren Verlauf zu sichern. Besser ist aber das Verfahren, den Reizeinbruch soweit herabzusetzen, daß er kaum noch ins Gewicht fällt. Es gelingt dies durch folgende Maßnahmen: Nerv mit sehr niedriger Schwelle und ohne bindegewebige Scheide (sensible Wurzel eines Ochsenfrosches oder Phrenicus des Hundes von seiner Scheide befreit) in Brückenordnung mit ausgeglichenem Widerstand und Kapazität. Die so erhaltenen Kurven zeigen, daß der Aktionsstrom innerhalb von 0,05 Sigmen nach dem Reize beginnt. Bis zum Erreichen des Maximums verlaufen 0,42 Sigmen, bis zum Ende 1,50 Sigmen. (Ischiadicuswurzel, Zimmertemperatur; im Phrenicus, Körpertemperatur, sind die entsprechenden Zahlen 0,29 und 1,5 Sigmen; in einem anderen Falle 0,18 und 0,71 Sigmen. Es handelt sich also um einen äußerst kurzen Vorgang.)

Die Zeit von 0,05 bis zum Beginn des Aktionsstromes wird von GASSER, ERLANGER und BISHOP Nutzzeit (utilisation Period) genannt. Die Länge der einzelnen Aktionsstromwellen (sämtlich α) ist bis auf einen sehr geringen Betrag, den vermutlich die Wellen der am langsamsten leitenden Fasern länger sind (0,12 Sigmen), gleich. Man kann sich die sämtlichen Verhältnisse in der α -Welle des Ischiadicus vom Ochsenfrosch dadurch im Modell vorstellen, daß man annimmt, die Wellen erreichen in 0,3 Sigmen den Gipfel und sind 0,9 Sigmen lang und laufen mit einer Geschwindigkeit zwischen 42 und 30 m/Sek. Die refraktäre Periode beginnt mit dem Aktionsstrom. Das Verhältnis der Geschwindigkeiten der langsamsten und schnellsten Fasern für α -Wellen in Phrenicus und Ischiadicus ist etwa gleich. So wurde gefunden für Phrenicus einmal 60 und 41 m/Sek., ein anderes Mal 73 und 51 m/Sek, Verhältnis 1,46 und 1,43; für den Ischiadicus des Ochsenfrosches 40 und 24 m/Sek., Verhältnis 1,67.

Saphenus des Hundes 71,5 und 51,7 m/Sek. und ein anderer 83,3 und 57,8 m/Sek. Das Verhältnis ist 1,38 bzw. 1,44.

Die langsamste α -Welle läuft etwa so schnell wie die schnellste β -Welle. Auch die β - und γ -Wellen verhalten sich ebenso, so daß wir im Nerven Fasern von den allerverschiedensten Leitungsgeschwindigkeiten haben.

Nimmt man an, daß die HERMANSche Vorstellung von der Fortleitung eines Erregungsprozesses richtig ist, daß also von der Erregungswelle ein Strom auf den Nerven übergreift und so auf elektrischem Wege die Reizung ständig wieder erfolgt, so läßt sich aus den gewonnenen Daten berechnen, daß das Übergreifen sicher nicht weiter als 2,9 mm erfolgt und die Wirkung des Stromes demnach nicht mehr als 0,07 Sigmen dauert.

Wenn nun festgestellt ist, daß die Aktionsstromkurve der fortgeleiteten Erregung aus vier Wellen $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ besteht, und daß diese vier Wellen in vier verschiedenen Nervenfasern laufen, so liegt die Frage nahe, wie in der vorderen und hinteren Wurzel diese Faserarten verteilt liegen. Es zeigt sich, daß die vordere Wurzel ausschließlich aus α -Fasern besteht. Auch in der hinteren befinden sich derartige Fasern.

Die β -, γ - und δ -Fasern sind ausschließlich sensibel. Man kann hieraus ableiten, daß, da der Phrenicus aus α -Fasern allein besteht und er nur motorische und Muskelsensibilitätsfasern führt, die sensiblen α -Fasern der Muskelsensibilität dienen.

Im Spinalganglion findet eine Leitungsverzögerung statt. Beim Ochsenfrosch etwa 0,14 Sigmen, beim Grasfrosch 0,08 Sigmen. Diese Zeit ist länger, als der Umweg durch die Ganglienzelle allein bedingen würde.

Polarisation des Nerven durch einen hindurchfließenden konstanten Strom bewirkt gesetzmäßige Veränderung an Kathode und Anode. Die Verhältnisse der Amplitude zeigt Abb. 173. Abnahme unter der Kathode, Zunahme unter der Anode ist der gewöhnliche, schon früher bekannte Effekt. Die Leitungsgeschwindigkeit für die schnellsten Fasern ist vermindert unter der Anode, und wenig, wenn überhaupt, vermehrt unter der Kathode, wobei folgende interessanten Verhältnisse vorliegen. Wenn die Erregungswelle von einem Bezirk mit höherer Amplitude in einen solchen mit niedriger übergeht, so ist die Leitungsgeschwindigkeit vermehrt, geht sie aber von einem Bezirk mit niedriger Amplitude (Kathodenwirkung) in einen solchen mit höherer über, so ist sie verlangsamt. Die Verlangsamung

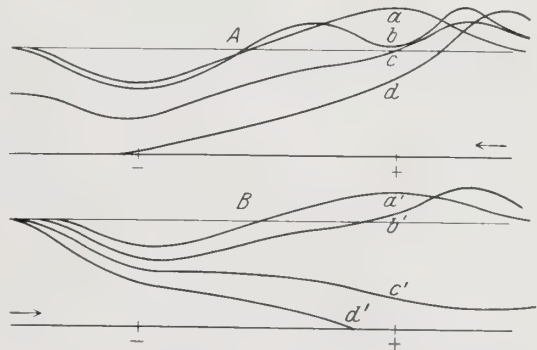


Abb. 173. Wirkung der Polarisation des Nerven mit konstantem Strom verschiedener Stärke auf die Amplitude des Stroms. A Anode näher dem Reiz; B Kathode näher dem Reiz; a schwache Wirkung; b mittlere; c partieller; d totaler Block unter der distalen Elektrode. $a' b' c' d'$ dasselbe für die umgekehrte Richtung. (Nach BISHOP und ERLANGER.)

in dem Fall, daß sich die Aktionspotentialwelle der Anode nähert, wobei sie an Höhe zunimmt, scheint anzudeuten, daß die Blockierung durch Verminderung der Geschwindigkeit auf Null erfolgt, während die Blockierung an der Kathode zustande kommt durch Verminderung des Potentials auf Null trotz gesteigerter Geschwindigkeit. Über die Wirkung

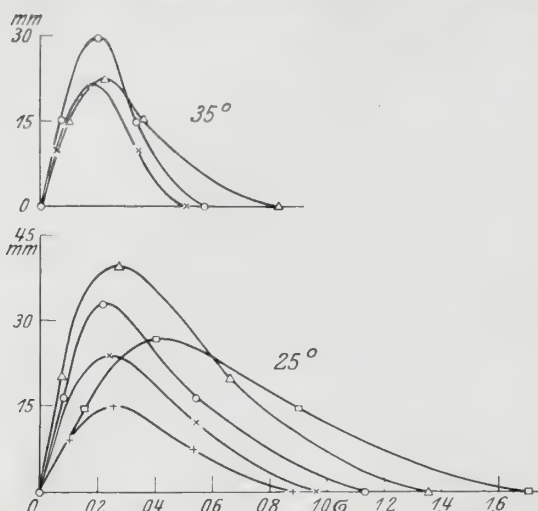


Abb. 174. Wirkung der Polarisation bei verschiedenen Temperaturen auf den Aktionsstrom. *Rana fusca* motor. Wurzel 2 mm außerhalb des polarisierten Bezirks. \circ Normal; \triangle Anodisch schwach; \times Kathodisch schwach; \square Anodisch mittel; $+$ Kathodisch mittel. (Nach BISHOP und ERLANGER.)

absolut refraktären Periode gesetzter Reiz ebenfalls eine polarisatorische Wirkung hat, insofern je nach der Richtung dieses an und für sich unwirksamen Reizes ein nachfolgender, in der relativ refraktären Periode gesetzter, ein stärkeres oder schwächeres Potential erzeugt (Abb. 175).

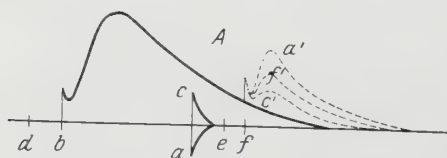


Abb. 175. Durch einen kathodischen oder anodischen Reiz während der refraktären Periode nach einer Erregung wird eine folgende verändert. *b* Reiz, der eine Erregung bewirkt, deren Aktionsstrom gezeichnet ist und deren Refraktärperiode bei *e* endet; *a* und *c* die anodisch oder kathodisch wirkenden Reizströme, die noch in die refraktäre Periode fallen; *f* der normale Verlauf des zweiten Aktionsstromes, wenn nur bei *b* und *f* gereizt wurde; *a'* der Verlauf bei Reizen *b a f*; *c'* bei Reizen *b c f*. (Nach BISHOP und ERLANGER.)

von Polarisation und Temperatur machen die Verfasser ebenfalls äußerst wichtige Angaben. Die Veränderungen sind in Abb. 174 niedergelegt. Beachtenswert ist, daß sie eine Variation der Temperaturwirkung mit der Zeit finden, was ja nach den BROEMERSERSEN Resultaten über die Wirkung der Temperatur auf die Leitungsgeschwindigkeit zu erwarten war.

Bei niedriger Temperatur ist die Potentialwelle verlängert, der absteigende Ast verhältnismäßig mehr als der aufsteigende. Es scheinen also beide Phasen verschiedenen Temperaturkoeffizient zu haben. Die Untersuchung muß möglichst nahe der Reizstelle erfolgen (im konkreten Falle 2 mm davon entfernt). Dazu ist ein Nerv von höchster Erregbarkeit und ohne bindegewebige Scheide nötig (Vorderwurzel des Laubfrosches, Phrenicus des Hundes mit abpräparierter bindegewebiger Scheide).

Die absolut refraktäre Periode wird durch die Polarisation verändert, und zwar unter der Anode verkürzt um 0,02–0,045 Sigmen, unter der Kathode fast immer verlängert (bis 0,19 Sigmen), nur bei sehr schwachem polarisierendem Strom etwa bis 0,02 Sigmen verkürzt.

Interessant ist es, daß ein während der absolut refraktären Periode gesetzter Reiz ebenfalls eine polarisatorische Wirkung hat, insofern je nach der Richtung dieses an und für sich unwirksamen Reizes ein nachfolgender, in der relativ refraktären Periode gesetzter, ein stärkeres oder schwächeres Potential erzeugt (Abb. 175).

In einer gesonderten Studie beschreiben BISHOP, ERLANGER und GASSER die Veränderungen, die auf physikalischem Wege durch Polarisationswirkung usw. an den Aktionsstromkurven entstehen. Wenn ein Reizeinbruch registriert wird, so kann dieser drei Gründe haben: 1. eine direkte Wirkung auf den registrierenden Verstärkerapparat durch die Luft; 2. einen Stromeinbruch durch den Nerven von der Reizelektrode her durch einen Kreis, der sich im Nerven innerhalb und außerhalb der Myelinscheide und im Bindegewebe bildet; 3. durch die Ausbreitung einer Polarisation im Nerven.

Ein abgeschnittener Ast am Nerven zwischen den Ableitungselektroden kann zu dem Entstehen einer Welle führen, die rein physikalisch bedingt ist. Es bildet sich dann an der Stelle der Durchschneidung ein Kreis durch das Loch auf die Außenseite der Nervenscheide zurück zur Ableitungselektrode. Ein Tropfen Salzlösung oder ein Stückchen Gewebe, das hängen geblieben ist, wirkt analog.

Es gelingt nun weiter, wie GASSER und ERLANGER zeigen konnten, die Leitungsgeschwindigkeit in den einzelnen Nervenfasern in direkte Beziehung zu setzen zum Querschnitt¹⁾. LAPICQUE und LAGENDRE hatten schon 1913 hingewiesen auf den Zusammenhang zwischen

¹⁾ GASSER u. ERLANGER: Americ. journ. of physiol. Bd. 80, S. 522.

Chronaxie und Querschnitt. Sie fanden die Chronaxie um so kleiner, je dicker die Nervenfasern waren. Da die Chronaxie der reziproke Wert der Erregungsgeschwindigkeit ist, so ist also die Schnelligkeit der Reaktion der dicksten Nervenfasern die größte.

Hier setzen nun die Untersuchungen von GASSER und ERLANGER ein. Die Methode erlaubt zum ersten Male eine wirkliche exakte Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit. Die Messung der Fasern erfolgt so: Nachdem die Aktionsstromwelle gemessen war, wurde der Nerv unter Fixation seiner Länge in 1proz. Osmiumsäure fixiert, in Paraffin eingebettet 4μ dick geschnitten photographiert. Querschnittmessung von Außenseite der Myelinscheide zu Außenseite derselben; waren sie elliptisch geformt, Produkt der 2 Achsen und Wurzel daraus. Um die Sicherheit der Messungen zu kontrollieren, wurden mehrere Schnitte desselben Nerven, die hintereinander lagen, durchgemessen. Der Fehler lag zwischen 2 und 8%. Es muß die Frage gelöst werden, ob die Fasern in ihrem ganzen Verlaufe die gleiche Dicke behalten. In der Literatur existieren Angaben dahingehend, daß die Fasern feiner würden. Die Kontrolle ergab, daß die Zahl der dicken Fasern in der Peripherie nicht abnimmt, so daß die Resultate aus dieser Fehlerquelle nicht beeinflußt werden.

Um nun aus den einzelnen Axonpotentialen den Gesamtaktionsstrom des Nerven zusammenzusetzen, muß man bestimmte Grundlagen festlegen hinsichtlich Dauer, Form und Größe.

1. Die Dauer des Axonpotentials ist dieselbe in allen Fasern desselben Nervenstammes, mögen sie auch verschiedene Leitungsgeschwindigkeit haben.

2. Die Form der Potentialkurve wird als dreieckig angenommen und so gewählt, daß die Katheten als Tangenten der wahren registrierten Kurve zu gelten haben. Anstieg $0,2\sigma$, Gesamtdauer $0,6\sigma$ (Warmblüter), $0,36\sigma$ und $0,9\sigma$ (Kaltblüter).

3. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bleibt durch die ganze Faser gleich.

4. Das von der Faser erzeugte Maximalpotential ist immer gleich, die Wirkung auf das Registrierinstrument also proportional dem Querschnitte.

Die Art der Analyse, sowie die registrierten Kurven und die theoretisch konstruierten sind in den Abb. 176—179 für die vordere und hintere (IX) Wurzel

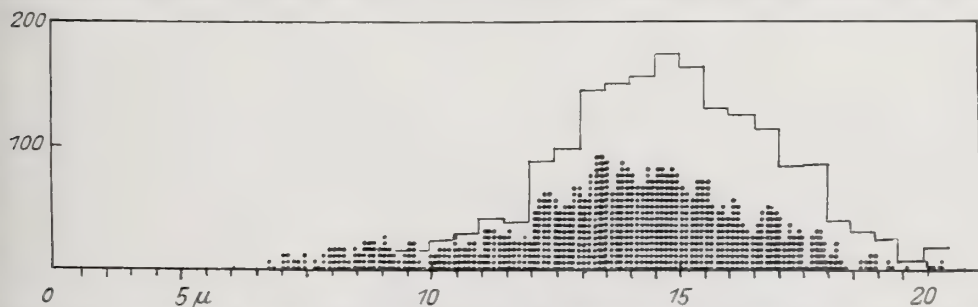


Abb. 176. Verteilung aller 875 Fasern der IX motorischen Wurzel des Ochsenfrosches. Jeder Punkt bedeutet eine Faser. Ausgezogene Kurve Summe der Querschnitte der Fasern der betr. Dicke. (Nach GASSER und ERLANGER.)

des Ochsenfrosches niedergelegt. Durch diese Ergebnisse werden die Auffassungen von GASSER und ERLANGER, was die einzelnen Wellen im Nervenaktionsstrom betrifft, wohl soweit gestützt, daß Zweifel nicht mehr bleiben.

Die Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Faserdicke hält auch Stich für verschiedene Tierarten, so z. B. Ochsenfrosch und *Rana pipiens*. Bei diesem letzteren ist z. B. die dickste Faser im peroneus 13,5, beim ersteren 19,2, demgemäß sind die Geschwindigkeiten verschieden, und zwar 43,2 und 31,8 m/sec.

Auch die Anstiegszeit in verschiedener Distanz von der Reizstelle und das maximale Potential kann auf gleiche Weise vorausberechnet werden. Nimmt man an, daß der Temperaturkoeffizient des Nerven (Q) = 1,7 ist, so lassen sich die Ergebnisse beim Warmblüter auf einen gleichen Mechanismus zurückführen.

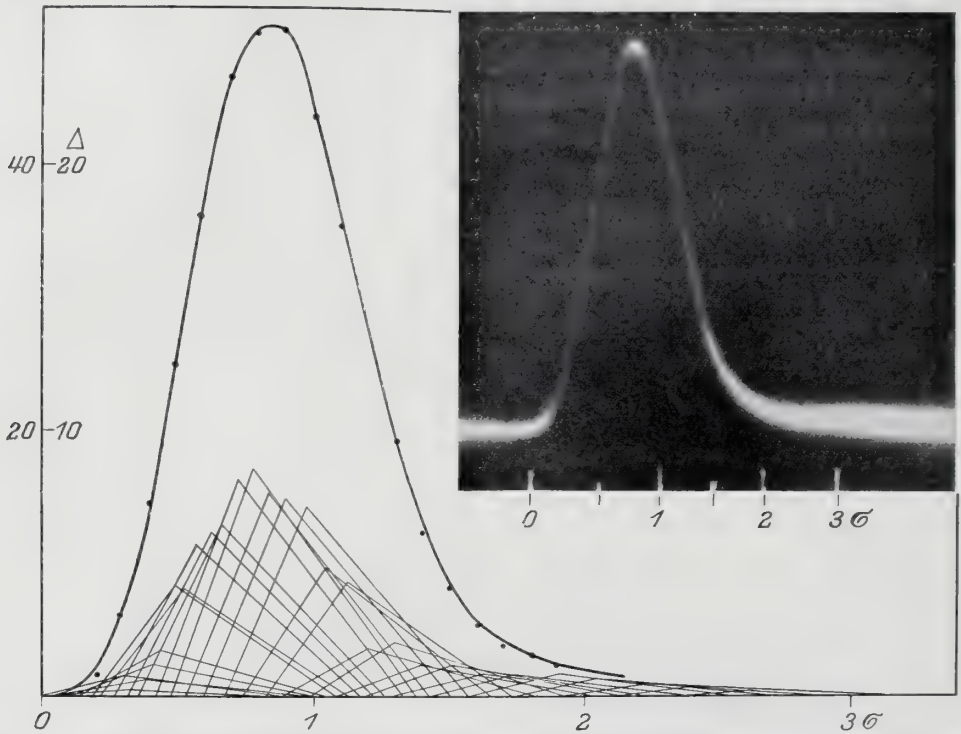


Abb. 177. Aktionspotential einer vorderen Wurzel nach 48 mm Leitungsdistanz. Die unten gezeichneten Dreiecke sind in doppelter Höhe derjenigen gezeichnet, die summiert die obere Kurve ergeben. Oben rechts die tatsächlich registrierte Kurve.
(Nach GASSER und ERLANGER.)

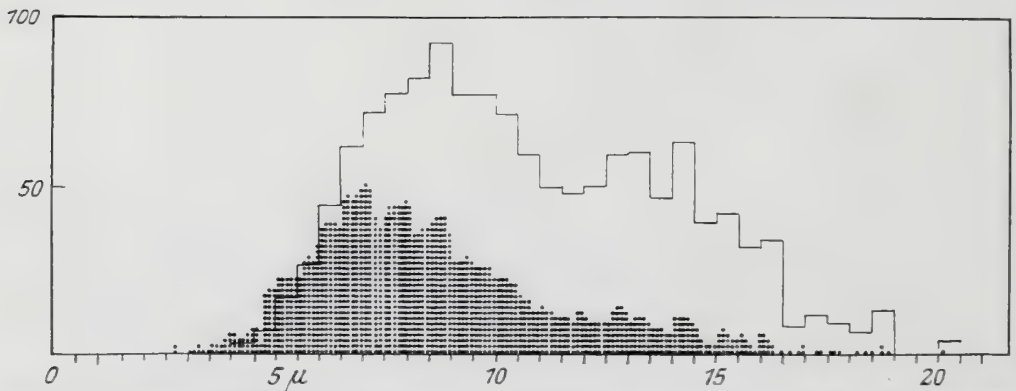


Abb. 178. Verteilung aller 1577 Fasern in der IX sensiblen Wurzel des Ochsenfrosches nach ihrer Dicke. Jeder Punkt bedeutet eine Faser. Ausgezogen die Summe des Querschnittes aller Fasern der betr. Dicke in willkürlichem Maß.

Doch liegen hierüber erst kursorische Versuche vor. Die Autoren beanspruchen nicht mit den bisher vorliegenden Resultaten die komplizierten Fragen (vor allem auch Abhängigkeit von der Dauer der Temperatureinwirkung) zu klären.

Bringt man die Nerven unter Druck, so werden zuerst die am schnellsten wirkenden Fasern blockiert. Die α -Welle verschwindet zuerst, dann wird die

β -Welle verzögert, diese verschwindet schließlich, und mit der γ -Welle geht es entsprechend¹⁾).

Die Resultate dieser Methode sind noch mitten in der Entwicklung. Von den Aktionsströmen verschiedener Nerven wissen wir noch sehr wenig²⁾. Es wurde besonders auch φ -Phrenicus und chorda tympani untersucht. Wenn wir einen Gesamtschiadicus α , β , γ und δ -Wellen haben, so ist ziemlich sicher α für Muskelsensibilität δ (marklos) für Schmerz zu reservieren, für Druck und Temperatur bleiben also β und γ . Im rein sensiblen Hauptnerven fehlt α offensichtlich.

H. ROSENBERG³⁾ hat Verstärkung und Aufzeichnung mit hochfrequentem Oszillographen zur Registrierung der wahren Form des Normenaktionsstroms

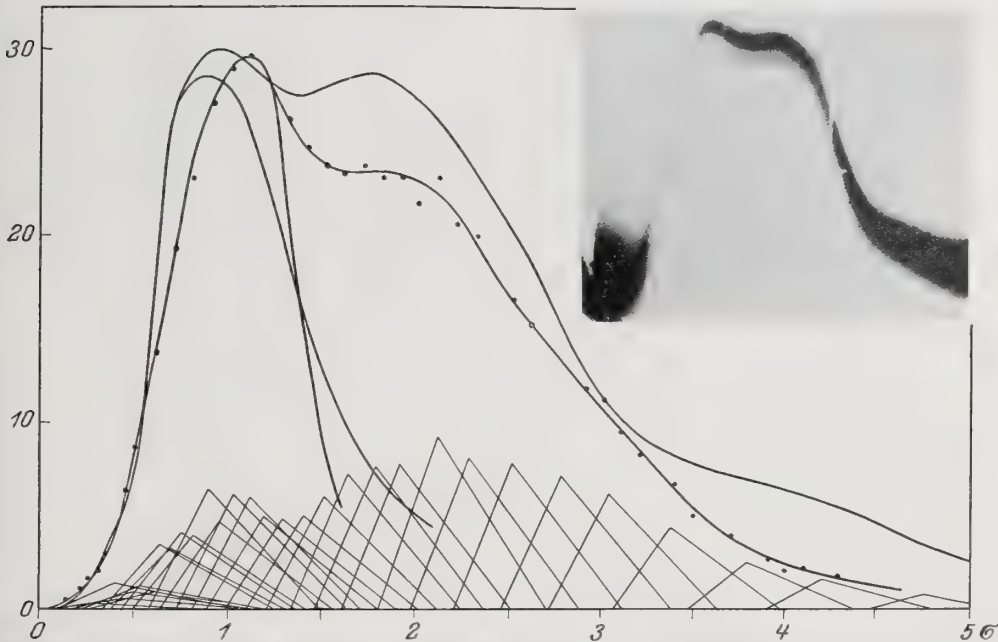


Abb. 179. Aktionspotential einer hinteren Wurzel des Ochsenfrosches nach 48 mm Leitungsdistanz. — — — — — Rekonstruktion lange Kurve, ganzer Nerv. Kurze Kurve, nur die Fasern über 11,5 Mikron Dicke. — — — — — die tatsächliche Kurve, kurze Kurve untermaximaler Reiz, lange Kurve Maximalreiz.

verwendet. Auch er findet nicht rein monographische Ausschläge. Die zeitlichen Verhältnisse findet er denen der amerikanischen Autoren sehr ähnlich; bei 20° Anstieg $0,4 \sigma$, Gesamtdauer $1,6 \sigma$. Auch er findet das Maximalpotential auffallend hoch (28 MV.). Die Filmgeschwindigkeiten, die er zur Registrierung verwenden kann, sind ungemein hoch (bis über 8 m/sec.). Gegenüber den Erklärungen, die die amerikanischen Forscher den Nebenwellen geben und die oben referiert wurden, verhält sich ROSENBERG zurückhaltend. Er hält Artefakte durch Schädigung der außenliegenden Fasern für möglich. Ein zweifelloser Vorzug der ROSENBERGSchen Methodik besteht darin, daß keine Repetition der Reizung nötig ist (s. Abb. 180).

Nach den bisherigen Erfahrungen muß angenommen werden, daß zwei Erregungswellen, die sich im Nerven begegnen, einander zum Erlöschen bringen, wenn sie maximal sind. Sind sie untermaximal, so findet nur eine entsprechende Schwächung statt.

P. HOFFMANN⁴⁾ beobachtet das durch Schwingen der Galvanometersaite entstehende

¹⁾ GASSER u. ERLANGER: Proc. of the soc. of exp. med. Bd. 24, S. 313. 1927.

²⁾ Siehe J. ERLANGER: Americ. journ. of physiol. Bd. 82, S. 644. 1927.

³⁾ ROSENBERG, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 216, S. 300. 1927.

⁴⁾ HOFFMANN, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 64, S. 113. 1914.

graue Band, wenn er den Nerven ca. 40–50 mal in der Sekunde reizt. Es läßt sich dann eine Differenz der Erregungsform mit dem Auge recht sicher erkennen. Wenn man die Reizstellen passend anordnet, so kann man finden, daß bei maximalem Reiz die Einführung des zweiten keinen Effekt bewirkt, wohl aber bei untermaximalem.

Die Untersuchungen über die refraktäre Phase des Nerven und über die Wirkung mehrfacher unmittelbar nacheinander erfolgender Reizung sind bisher

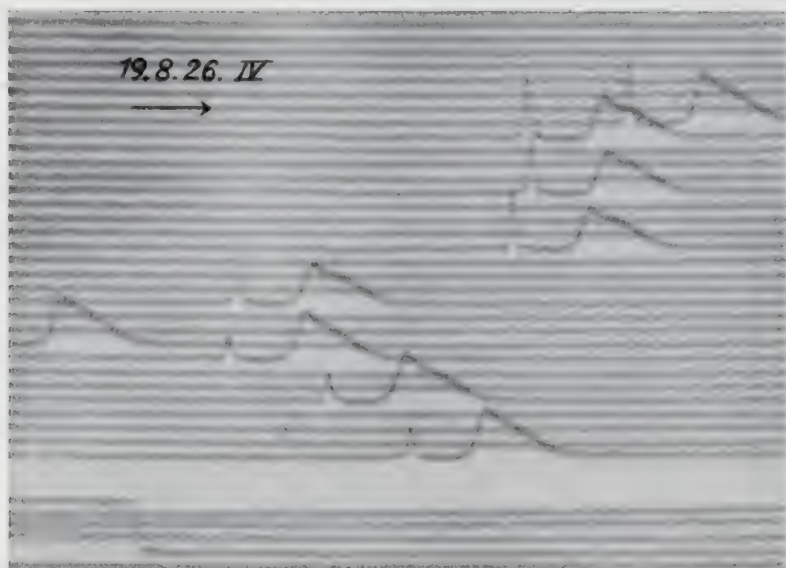


Abb. 180. Aktionsströme mit Nebenwellen (N. ischiad. R. escul.), Schleife 697 (7200 gedämpfte Perioden). 8,421 m/sek. Filmgeschwindigkeit. Temperatur 20,8° C. Original (unten Aichausschlag: 14 mV). (Nach ROSENBERG.)

nur mit dem Capillarelektrometer durchgeführt worden. Es sind hier vor allem die Untersuchungen von GOTCH¹⁾ und BURCH und von K. LUCAS²⁾ zu nennen.

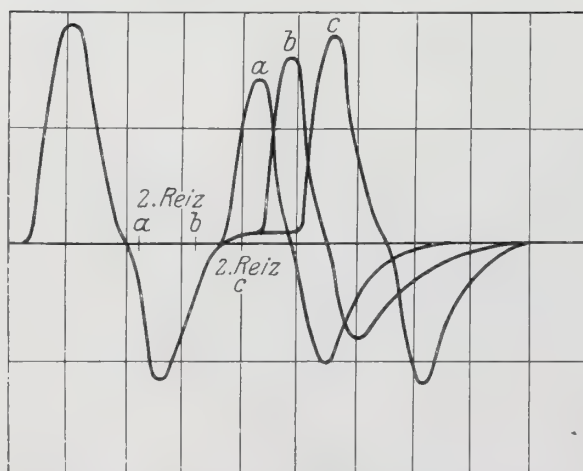


Abb. 181. Kurve bei 8° Ordinate in $\frac{1}{100}$ V. Abscisse in 0,002 Sekunden. Die Stelle des zweiten Reizes (a b c) ist gezeichnet. (Nach GOTCH.)

GOTCH findet, daß im markhaltigen Nerven die absolut refraktäre Periode erst dann vorüber ist, wenn der Aktionsstrom um $\frac{1}{3}$ des Wertes vom Gipfel herabgesunken ist. Es kann nicht bezweifelt werden, daß auch für den Nerven eine Art „irresponsive period“ existiert. Die Abb. 181 zeigt die Verhältnisse der Größe und der Lage des zweiten Erfolges. Eine deutliche Verkleinerung des Erfolges ist schon zu bemerken, wenn der zweite Reiz am Ende des ersten Aktionsstromes kommt (s. Abb. 182). Auch finden wir einen ausgesprochenen Eigen-

¹⁾ GOTCH, J.: Journ. of physiol. Bd. 28, S. 48. 1902. Bd. 40, S. 250. 1910.

²⁾ LUCAS, K.: Journ. of physiol. Bd. 39, S. 331, 207. 1909; Bd. 41/42, S. 368. 1911; Bd. 43, S. 46. 1911.

rhythmus wie beim Muskel, wenn man günstige Verhältnisse für das Zustandekommen dieses hervorruft.

Verwendet man Kaltfrösche, so kann man deutlich Oszillationen bemerken, die bei Reizung mit konstantem Strome auftreten. Diese haben bei 4° eine Dauer von ca. 10–20 Sigmen, bei 16° eine solche von 5–8 Sigmen (s. Abb. 183).

Der Einfluß der Temperatur auf die Aktionsströme des Nerven läßt sich allgemein so bezeichnen, daß man sagt, mit abnehmender Temperatur wird der Verlauf der negativen Schwankung gedehnter. Es bestehen dabei Unterschiede zwischen den einzelnen Froscharten. Die Aktionsströme der europäischen Frösche werden selbst bei Temperaturen unter 0° noch nicht unmerklich. GARTEN gibt an, bei -9° am Froschnerven noch deutliche Aktionsströme wahrgenommen zu haben. Dagegen verschwindet die Erregungs- und Leitfähigkeit bei der in den Tropen lebenden *Rana hexadactyla* schon bei $+5^{\circ}$ ¹⁾.

Curare hat auf die Aktionsströme des Nerven keinen Einfluß ²⁾. Es wird weder die Leitungsgeschwindigkeit deutlich verändert, noch die positive Nachschwankung aufgehoben ³⁾.

Die Wirkung des Veratrins, die beim Muskel so deutlich ist, tritt auch beim Nerven auf, und zwar finden wir sowohl beim markhaltigen wie beim marklosen Nerven eine sehr erhebliche Verlängerung der negativen Schwankung, so daß diese mehrere Sekunden dauern kann.

Die Giftdose, der GARTEN ⁴⁾ den Nerven aussetzte, war eine sehr erhebliche. Er verwendet Lösungen von 1 : 1000 und 1 : 2000. Beim Muskel erhält man die elegantesten Resultate bei Verwendung von Lösungen, die 1 : 1000000 und mehr verdünnt sind. Es läßt sich aus den von GARTEN gegebenen korrigierten Capillarelektrometerkurven mit Sicherheit entnehmen, daß die elektrische Reaktion nach Veratrinwirkung beim Nerven der des Muskels ganz analog ist. Man sieht z. B. deutlich die erste (gewöhnliche) negative Schwankung, die schnell zurückgeht, und erst dann setzt eine zweite, stark gedehnte ein, die nur sehr langsam zurückgeht. Wenn im ganzen die Veratrinversuche am

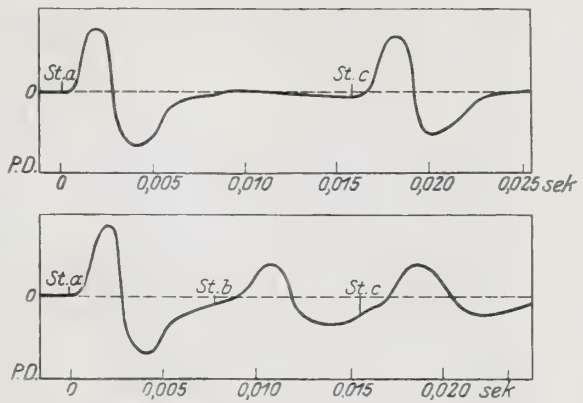


Abb. 182. Nach dem ersten Reiz (St. a) fällt in der oberen Kurve im Abstand von 0,0156 Sekunden ein zweiter. In der unteren Kurve ist ein Reiz (St. b) noch zwischen geschaltet. (Nach LUCAS.)

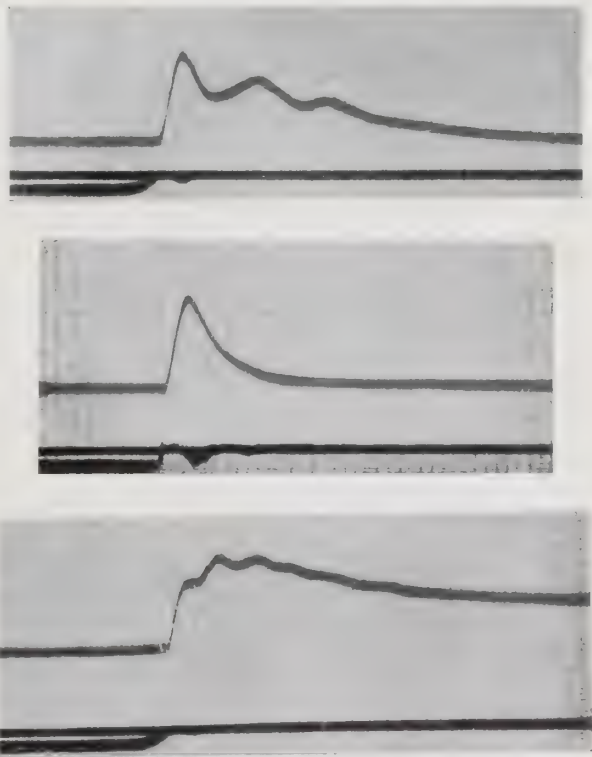


Abb. 183 a–c. Eigenrhythmus des Nerven eines Kaltfrosches. Abstand einer Ordinate von der übernächsten $\frac{1}{171}$ Sekunde. a) konstanter Strom $T = 3^{\circ}$, b) Induktionsschlag $T = 3^{\circ}$, c) alles wie a), nur $T = 14^{\circ}$. (Nach GARTEN.)

¹⁾ GARTEN, S.: Ber. d. mathem.-physik. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 60, II, S. 14. 1908.

²⁾ GARTEN, S. u. W. SULZE: Zeitschr. f. Biol. Bd. 60, S. 163. 1913.

³⁾ GARTEN, S.: Schmiedebergs Arch. Bd. 68, S. 243. 1912.

⁴⁾ GARTEN, S.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 485. 1899, daselbst Literatur.

Nerven schwieriger sind als am Muskel, so liegt dies wohl daran, daß die Lösungen in den Nerven viel schlechter eindringen.

Der Aktionsstrom des Nerven ist vielfach zur Messung der Leitungsgeschwindigkeit benutzt worden [BERNSTEIN und spätere, besonders KOIKE¹⁾]. Die Frage, wie die Narkose auf die Leitung und den Aktionsstrom wirkt, ist ebenfalls von KOIKE untersucht. Innerhalb der narkotisierten Strecke ist die Leitungsgeschwindigkeit herabgesetzt, und zwar gleichmäßig. Der zeitliche Verlauf der Potentialdifferenz in der Narkose zeigt vor allem eine Verminderung dieser, nur eine geringe Dehnung ist zu konstatieren (s. Abb. 184).

Die von HERING zuerst beschriebene *positive Nachschwankung* des Nervenstromes ist in der letzten Zeit mehrfach der Gegenstand der Untersuchung ge-

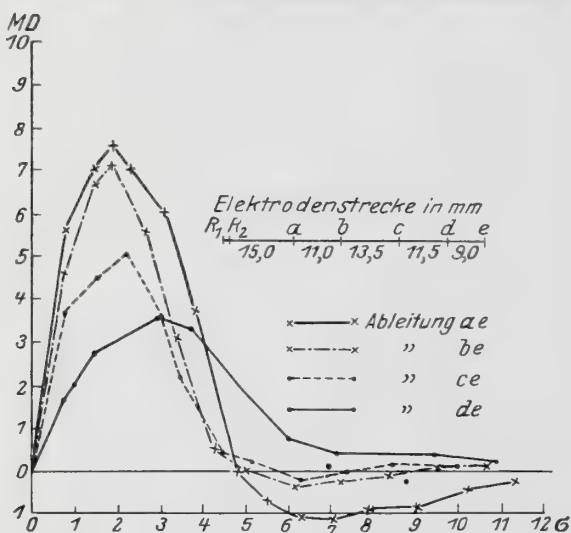


Abb. 184. Der zeitliche Verlauf der elektromotorischen Kraft des Aktionsstromes am schwach narkotisierten Froschischiadicus bei verschiedenen Ableitungen. Temperatur 8,8°C. (Nach IZUO KOIKE.)

wesen. Diese positive Schwankung ist bei den verschiedensten Nerven bisher beobachtet worden, man kann mit Sicherheit keinen ausnehmen. Beim Warmblüternerven ist sie schwer zu beobachten, doch immerhin sicher gesehen worden²⁾.

Es konnte von GARTEN³⁾ erwiesen werden, daß die positive Nachschwankung durch einen am Längsschnitte ablaufenden Prozeß entsteht. Es zeigt sich nämlich, daß bei Abkühlung des ganzen Nerven unter 10° die Nachschwankung verschwindet, sie verschwindet aber auch, wenn man an der Stelle der Längsschnittelektrode allein abkühlt. Es ist sehr bemerkenswert, daß die positive Nachschwankung sehr viel empfindlicher gegen Sauerstoffentziehung und Kohlensäurewirkung ist als die negative Schwan-

kung. Abb. 185 zeigt einen Versuch von SOCHOR⁴⁾ aus GARTENS Laboratorium, in dem schon nach einminutenlanger Einwirkung von Kohlensäure die positive Nachschwankung verschwindet. Der Vorgang ist völlig reversibel.

Aus den Kurven von GARTEN und SOCHOR ist zu entnehmen, daß die Potentialdifferenz der positiven Nachschwankung meist unter $\frac{1}{1000}$ Daniell bleibt⁵⁾. Ihre Dauer kann mehr als 1 Sekunde betragen, das Abklingen geschieht sehr allmählich (markhaltiger Froshnerv).

Die Schwankung ist beim veratrinvergifteten Nerven ebenso vorhanden wie beim normalen.

D. S. WORONZOW⁶⁾ hat kürzlich die Erscheinung erneut untersucht. Nach seinen Ergebnissen liegen die Dinge noch komplizierter, es kommt während der Reizung selbst auch zu sehr starker negativer Nachwirkung.

¹⁾ KOIKE, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 55, S. 311. 1911.

²⁾ GARTEN: Wintersteins Handb. Bd. III, 2. Hälfte, S. 147.

³⁾ GARTEN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 136, S. 545. 1910.

⁴⁾ SOCHOR, N.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 58, S. 1. 1912. — ZELIONY: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 15, S. 24. 1913 kommt zu gleichen Ergebnissen.

⁵⁾ GARTEN fand bis zu 1,4 MD.

⁶⁾ WORONZOW, D. S.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 206, S. 1. 1924.

Den Übergang der Erregung von Nerv zu Muskel untersucht SAMOILOFF¹⁾ mit Hilfe der Aktionsströme, indem er eine Elektrode an den Nerven, die andere an den Muskel legt. Er bekommt dann Kurven, die in sehr schöner Weise die Verzögerung, die durch die Nervenendplatte entsteht, zeigen.

Von Aktionsströmen des Nerven bei natürlicher Innervation haben wir bei Gelegenheit der Besprechung der Muskelaktionsströme schon die Ströme des Phrenicus erwähnt, aus denen entnommen werden kann, daß jeder Erregungswelle im Nerven eine solche im Muskel entspricht (GARTEN und DITTLER). Besonders elegant und eindringlich sind die Ergebnisse von EINTHOVEN²⁾ an Vagus und Depressor. Daß der periphere Stumpf des Vagus Aktionsströme abzuleiten gestattet, hatten früher schon bei Aufblasung der Lunge LEWANDOWSKY, ALCOCK und SEEMANN beschrieben. EINTHOVEN gelang es mit Hilfe seines Galvanometers nachzuweisen, daß im peripheren Vagusstumpfe durch die Atmung regelmäßige Aktionsströme, die mit der Atmung synchron sind, auftreten. Im N. depressor finden wir Ströme, die synchron mit der Herztätigkeit sind (s. Abb. 186).

Die Aufnahme der Kurven erfordert besondere Vorsichtsmaßregeln wegen der Isolation, die sehr gut sein muß, da die Ströme sehr schwach sind. Die Schwankungen durch die Depressorwirkung können $25 \mu\text{V}$ erreichen, die durch die Wirkung der Lungenfasern $50 \mu\text{V}$.

Im allgemeinen sind beim Hund die Atemwellen des rechten Vagus größer als die des linken, während die Herzschlagwellen im linken Vagus bedeutender sind. Man kann bei den Versuchen die Wirkung sowohl der inspiratorisch wie der expiratorisch wirkenden Fasern deutlich machen. Aufblasung der Lunge bedingt eine bedeutende Potentialschwankung, selbst bei oftmaliger Wiederholung kommt es nicht zu einer Verminderung derselben bewirkenden Ermüdung. Selbst nach dem Tode des Tieres kann man die Ströme auf Einblasung noch einige Zeit nachweisen. Bei Ansaugung kommt

EINTHOVEN zu ganz anderen Ergebnissen. Hier ist von einem

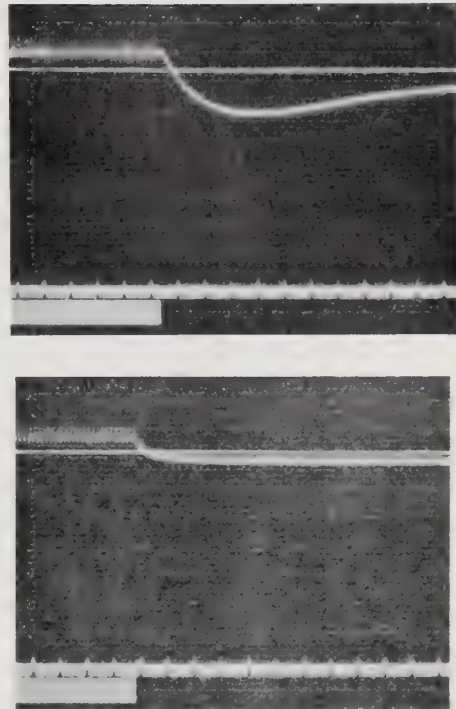


Abb. 185 a u. b. Verschwinden der positiven Nachschwankung des Nerven in CO_2 . Oben Reizung in Luft, unten in CO_2 . (Nach SOCHOR.)

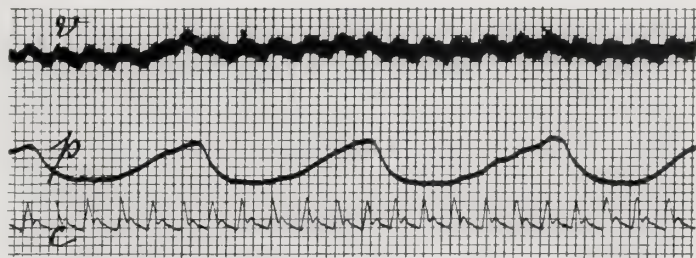


Abb. 186. Elektrovaginogramm des Hundes. Oben Galvanometerkurve ($1 \text{ mm} = 2,7 \text{ Mikrovolt}$), darunter Pneumogramm und Carotisdruck. Man erkennt die superponierten Depressor- und Lungenvagusströme. (Nach EINTHOVEN.)

¹⁾ SAMOILOFF, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, S. 508. 1925.

²⁾ EINTHOVEN, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124, S. 246. 1908 (dort die Literatur).

Parallelismus zwischen Elektrovagogramm und Pneumogramm, wie es bei Aufblasen sich ergibt, keine Rede mehr. Bei jeder Ansaugung sieht man eine kurze Erhebung der Vaguskurve, die schon nach 0.4 Sekunden beendet ist. Wird die Ansaugung gleichmäßig fortgesetzt, so verbleibt das Galvanometer in Ruhestellung. Sobald jedoch Unregelmäßigkeiten in der Saugbewegung eintreten, sieht man erneute Ausschläge des Galvanometers. Immer kommt es bei der Beendigung des Saugens, wenn wieder Luft einströmt, erneut zu einem Ausschlag. Es ist also so der Beweis geführt, daß ganz sicher zwei verschiedene Faserarten für Inspiration und Expiration vorliegen. Es ist weiter beachtenswert, daß das Elektrovagogramm von den Volumänderungen in der Lunge abhängt, nicht vom Druck. Die Reaktion auf Ansaugung ist hochgradig ermüdbar.

Über die Aktionsströme des N. sympathicus verdanken wir ebenfalls EINTHOVEN eine grundlegende Untersuchung¹⁾. Es lassen sich deutlich Aktionsströme im zentralen Stumpf nachweisen, wenn eine reflektorische Wirkung des Sympathicus zu erwarten ist (Pupillenerweiterung, Gefäßkontraktion, Speicheldrüsen). Es erscheint sehr wichtig, daß nach dem Elektrogramm nachweisbar ist, daß alle diese Wirkungen mit ganz verschiedener Latenz auftreten (z. B. Pupillenbewegung auf Ischiadicusreizung 0,04—0,06 Sekunden, für die Speicheldrüse 0,06 Sekunden, für die Kopfgefäße bedeutend mehr). Die Stromform ist für die einzelnen Teilreaktionen verschieden. Interessant ist, daß die reflektorischen Aktionsströme im Sympathicus für Pupillenbewegung nach Enthirnung schwinden. Es beweist dies, daß der Reflex auf einem Umweg über das Gehirn geht. Die Ströme für Speichelsekretion und Vasomotoren bleiben erhalten. Die Wirkung des Ischiadicusreizes ist kontralateral stärker.

Mit dem neuen Modell des Saitengalvanometers, dessen Saite sich in einem Vacuum befindet, untersuchten W. EINTHOVEN, S. HOOGERWERF, P. KARPLUS und A. KREIDL²⁾ weiter die Ströme des Sympathicus. Der natürliche Tonus des Nerven zeigt sich in unregelmäßigen Stromschwankungen, deren sehr wechselnde Amplitude bis zu fast zweimal 10^{-5} V. steigen kann. Die Frequenz der Oszillationen ist ebenfalls sehr veränderlich und steigt gelegentlich bis auf 200—300 in der Sekunde.

Die Verf. weisen ganz allgemein auf die Unwahrscheinlichkeit hin, daß der Tonus in Nerv und Muskel sich durch eine Dauerablenkung des Galvanometers dokumentieren könnte, wie dies beim Muskel sehr häufig beschrieben ist. Die Latenz des im Halssympathicus auftretenden Stroms nach Reizung des Mittelhirns beträgt 0.05 Sekunden im Durchschnitte. Die Nachwirkung einer solchen Reizung ist bedeutend, ca. 0,25 Sekunden. Die Verf. halten es für unwahrscheinlich, daß im Nerven noch Oszillationen von höheren Frequenzen als die gegebenen auftreten.

Unsere Kenntnis von den Aktionsströmen zentripetaler Nerven unter natürlichen Bedingungen ist noch in letzter Zeit durch eine Studie von ADRIAN und ZOTTERMANN erweitert worden. ADRIAN benutzte zur Registrierung Verstärker und Capillarelektrometer. Es war ihm so möglich, außerordentlich schwache Ströme aufzunehmen und die Kurven durch Korrektur zu einem sehr getreuen Abbilde der wirklichen Potentialschwankung zu machen. ADRIAN untersucht verschiedene Nerven; zuerst verwendet er das Gastrocnemius ischiadicus-Präparat vom Frosch und kann feststellen, daß im Ischiadicus oszillatorische Ströme eintreten, wenn der Gastrocnemius belastet wird. Die Frequenz der Oscillationen ist eine hohe. Bei 10 g Belastung sind es etwa 200 pro Sekunde, bei 50 g 250 pro

¹⁾ BYRNE u. EINTHOVEN: Americ. Journ. of physiol. Bd. 65, S. 350. 1923.

²⁾ EINTHOVEN, W., S. HOOGERWERF, I. P. KARPLUS u. A. KREIDL: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 215, S. 446. 1927.

Sekunde; dabei kommt es auch noch auf die Temperatur des Muskels an, wie folgende Angaben erweisen:

Nerv dauernd auf 15° .

Muskel bei 15° . Belastung 40 g, Frequenz 330 pro Sekunde.¹⁾

„ „ $5,8^{\circ}$. „ 40 g, „ 190 „ „

Mit längerer Einwirkung des Gewichtes fällt die Frequenz bedeutend ab. Nach 10 Minuten kann sie auf 33 pro Sekunde gesunken sein.

Bei geringer Belastung sind die einzelnen Stromstöße gelegentlich durch deutliche Pausen getrennt. Die Ergebnisse bei der Katze sind genau die gleichen.

Es ist auch möglich Nerven zu untersuchen, die Hautsensibilität leiten. Es eignet sich der N. saphenus int. der dekapitierten Katze. Alle motorischen Nerven des Beines werden

durchschnitten, um Reflexbewegungen zu verhindern. Schon in der Ruhe findet man ständige Stromoszillationen. Bei Hautreizung nehmen diese bedeutend zu. ADRIAN wiederholt auch die Versuche von EINTHOVEN über Vagus- und Depressorströme. Die von EINTHOVEN registrierten Ströme können in ungleichmäßige hochfrequente Oszillationen aufgelöst werden. Die Depressorströme sind verschieden, je nach dem Druck, unter dem die Aorta steht, und sie lassen eine dicrote Welle erkennen¹⁾.

Ganz besonders interessant erscheinen die Versuche derselben Autoren²⁾, die Aktionsströme einer Nervenfasern bei Reizung eines einzigen sensiblen Endorgans zu bestimmen. Der M. sterno cutaneus des Frosches hat in dem zuführenden Nerven etwa 12–25 Fasern. Der Muskel hat 3 oder 4 sensible Endorgane. Es gelingt nun die Aktionsströme des Nerven zu bestimmen nach sukzessiver Entfernung von Teilen des Muskels. Das Ergebnis zeigt sehr gut Abb. 188. Der anfangs unübersichtliche Rhythmus kann schließlich in mehrere (4) regelmäßige, nebeneinander herlaufende zerteilt werden: wenn man noch mehr entfernt, hat man schließlich eine regelmäßige Folge von Aktionsstromoszillationen, die nur noch von *einem einzigen Endorgane* herrühren. Die Frequenz der Oszillationen hängt hier von der Belastung ab und beträgt etwa 20–25 in der Sekunde. Wenn das Gewicht lange wirkt, kommt es zu Effekte der Adaptation und die Zahl der Impulse nimmt ab.

Der regelmäßig Rhythmus kann erklärt werden durch die refraktäre Periode und die graduelle Wiederherstellung der Erregbarkeit im Endorgane.

Kaum weniger interessant als die Untersuchung des Kraftsinnes mit dieser objektiven Methode ist die Untersuchung des Drucksinnes. Das Objekt ist der sensible Nerv der Katze bei Reizung des Zehenballens (s. Abb. 190).

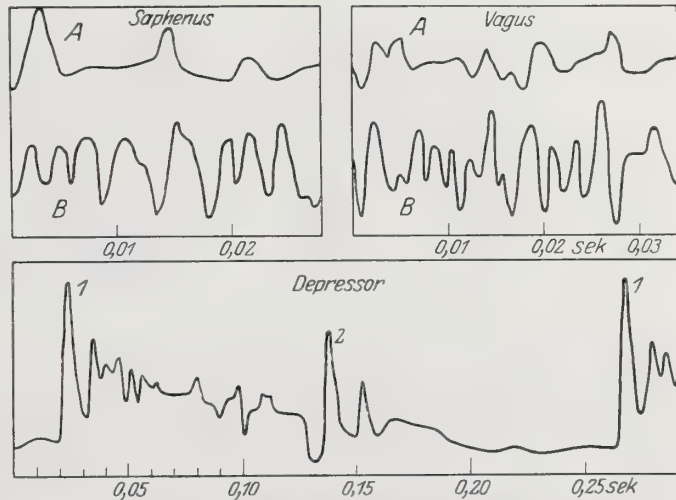


Abb. 187. Korrigierte Capillarelektrometerkurven von Strömen sensibler Nerven. Saphenus A in Ruhe, B mit Hautreizung. Vagus A Lungen-Deflation 3 Sekunden. Vagus B Lungen-Inflation 3 Sekunden. Depressor, Initialwelle 1, dicrote Welle 2. (Nach ADRIAN.)

¹⁾ ADRIAN, E.: Journ. of physiol. Bd. 61, S. 40. 1926.

²⁾ ADRIAN, E. u. J. ZOTTERMANN: Journ. of physiol. Bd. 61, S. 152. 1926.

Da man immer eine Reihe von Endorganen reizt, so erscheinen die Kurven auf den ersten Blick unregelmäßig. Es gelingt aber in vielen sie in durch Interferenz entstehende, von mehreren Serien etwas verschiedener Frequenz hervor-

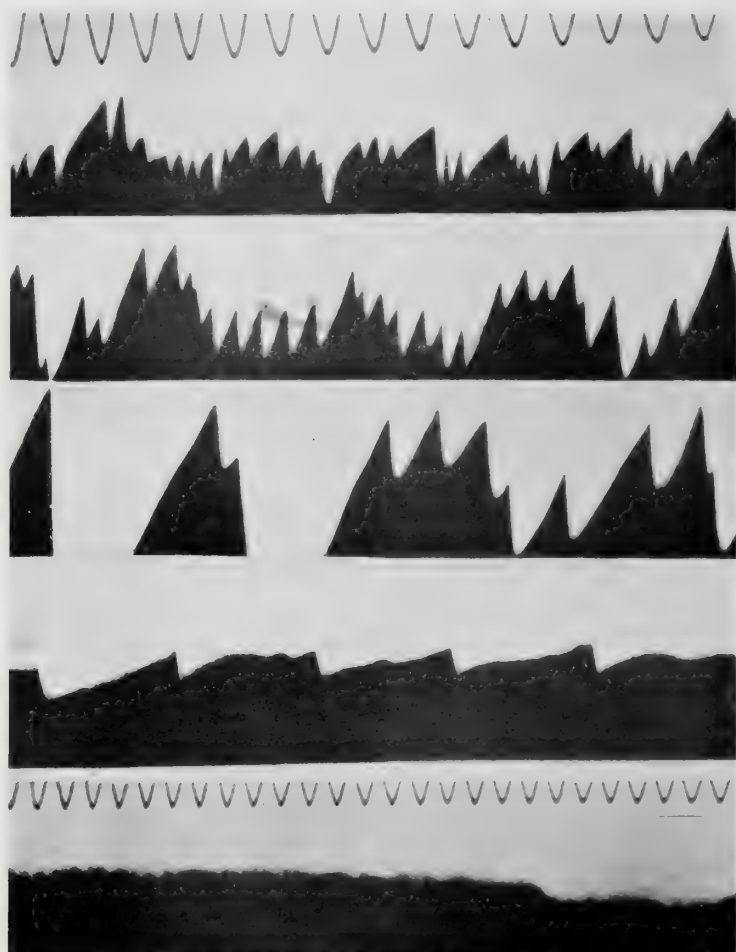


Abb. 188. Afferente Impulse vom Nerven des M. sterno-cutaneus des Frosches, wenn der Muskel von einem Gewicht gestreckt wird, das 10 Sekunden vor der Registrierung angreift. Capillarelektrometer mit 3-Röhrenverstärker. Verstärkung 490. Zeit in 0,01 Sekunden. *A* intakter Muskel 2 g Belastung. *B* erster Streifen entfernt 2 g Belastung, *C* zweiter Streifen entfernt 1 g Belastung. Die Impulse laufen in vier regelmäßigen Serien. *D* dritter Streifen entfernt. Nur noch eine regelmäßige Reihe, also nur ein Endorgan. *E* vierter Streifen entfernt. Keine Impulse mehr, alle Endorgane sind entfernt. (Nach ADRIAN.)

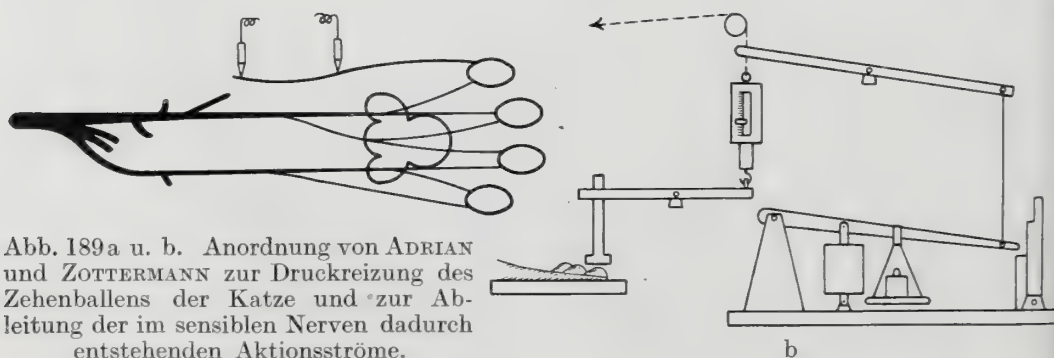


Abb. 189a u. b. Anordnung von ADRIAN und ZOTTERMANN zur Druckreizung des Zehenballens der Katze und zur Ableitung der im sensiblen Nerven dadurch entstehenden Aktionsströme.

gerufene aufzulösen. Durch Abtrennen eines Teiles des Zehenballens kann man einfachere Kurven erhalten. Die Ergebnisse sind nicht so elegant wie bei den sensiblen Endorganen des Muskels, vielleicht weil mehrere Endorgane mit den gleichen Fasern verbunden sind¹⁾. Ein einzelnes Endorgan für Druck kann bis zu 150 Oszillationen im Nerven in der Sekunde hervorgerufen. Frequenz von 30 pro Sekunde ist bei längerer Wirkung des Druckes, auf den bekanntermaßen sehr schnelle Adaptation erfolgt, sehr gewöhnlich.

Bei der Untersuchung der Wirkung der Schmerzreizung, die bei Katze und Frosch durchgeführt wurde, findet man ebenfalls die Möglichkeit, die Reizung eines einzelnen Endorganes durchzuführen. Bei einem kurzen Stiche ist die Frequenz der Erregungen (negative Schwan- kungen) anfänglich hoch und sinkt dann sehr rasch ab. Treibt man die Nadel dagegen langsam in die Haut, so nimmt die anfänglich geringe Frequenz stark zu. Die Grenze, bis zu der sich die Oszillations- frequenz steigern kann, ist, wie bei den anderen Reizarten, etwa 150 in der Sekunde (s. Abb. 191).

Aktionsströme markloser Nerven.

Von den Aktions- strömen markloser Ner- ven ist besonders die des Olfactorius vom Hecht von GARTEN²⁾ genau untersucht worden. Wel- cher Art die auftreten- den Ströme sind, zeigt Abb. 193. Der Anstieg der negativen Schwan- kung dauert bei Zim- mertemperatur mehrere hundertstel Sekunden, die Leistungsgeschwin- digkeit beträgt nach Ver- suchen von NIKOLAI³⁾ bei 5° 6—9 cm, bei 20°

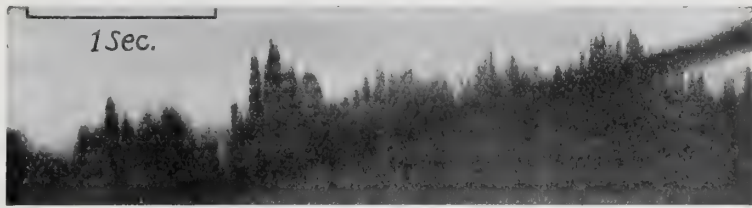


Abb. 190. Ergebnis des in Abb. 189 dargestellten Versuches. Rasche (500 g in 0,5 Sekunden) Belastung. Der schwarze Strich zeigt die Belastung des Ballens an. Durch die schnell eintretende Adaptation ist die Frequenz beim Erreichen des Druckmaximums schon wieder gesunken. (Nach ADRIAN und ZOTTERMANN.)

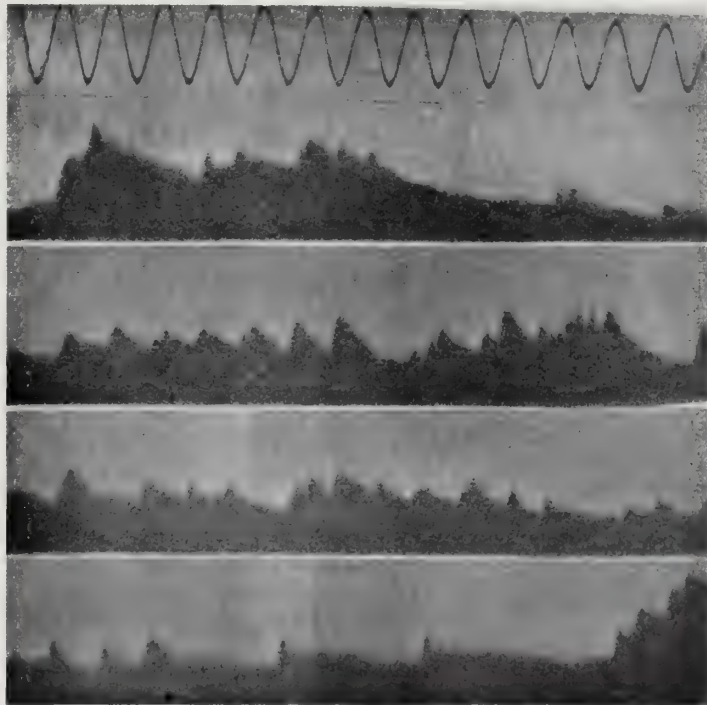


Abb. 191. Aktionsströme des oberflächlichen Astes des Tibialis vom Frosch bei Schmerzreizung. Die Nadel wird dauernd belastet A mit $\frac{3}{4}$ g, B mit 10 g, C mit 25 g. D Die Nadel wird durch eine Schraube langsam während 15 Sekunden in die Haut getrieben. Zeit oben in $\frac{1}{100}$ Sekunden. (Nach ADRIAN.)

¹⁾ Siehe über die Komplikationen, die v. FREY unter dem Namen „Mißweisung“ und „Kuppelung“ beschreibt, Zeitschr. f. Biol. Bd. 63, S. 348. 1913.

²⁾ GARTEN: Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven.

³⁾ NIKOLAI, G. F.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 85. 1901.

16—24 cm in der Sekunde. An diesem Objekte ist es, wie GARTEN zeigte, relativ leicht möglich, eine deutliche Ermüdung zu demonstrieren. Es kommt dann zu einer sehr deutlichen Abnahme der Potentialdifferenz der Ströme.

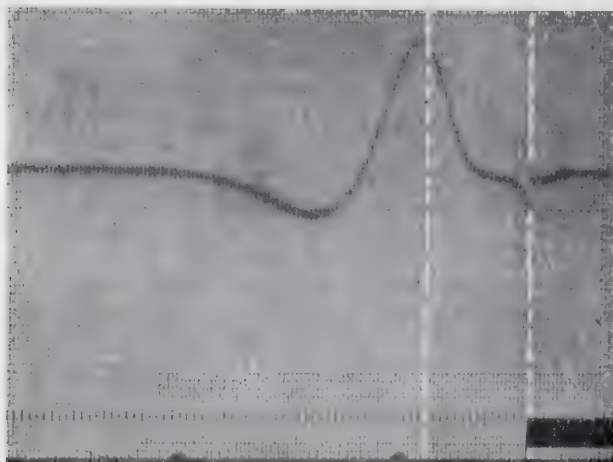


Abb. 192. Doppelphasischer Aktionsstrom vom Milznerven des Pferdes. Ableitungsstrecke 25.5 mm. Zeit in $\frac{1}{148}$ Sekunde. (Nach GARTEN.)

Marklose Nerven der Warmblüter eignen sich ebenfalls zu derartigen Untersuchungen. Im GARTENSchen Institute wurden Versuche am Milznerven des Pferdes und Schweines durchgeführt¹⁾. Abb. 192 zeigt den doppelphasischen Aktionsstrom des Pferd milznerven bei einer Ableitungsstrecke von 25 mm.

Der Anstieg der elektromotorischen Kraft, die unter 1 mV bleibt, vollzieht sich nach GARTEN in ca. $\frac{10}{148}$ Sekunden. Mit den zeitlichen Verhältnissen bei den markhaltigen Nerven der Warmblüter sind die zeitlichen Verhältnisse dieser Aktionsströme gar nicht zu ver-

gleichen, sie kommen am ehesten denen des Olfactorius nahe. Die Leitungsgeschwindigkeit, die sich aus den Kurven errechnen läßt, beträgt etwa 50 cm in der Sekunde.

An sonstigen Objekten, die untersucht worden sind, sind zu nennen: Nervenstränge von Anodonta²⁾, deren elektrische Reaktion sich durch ganz extreme Langsamkeit auszeichnet. Dauer der ganzen negativen Schwankung mehr als 1 Sekunde. Leitungsgeschwindigkeit 10—22 mm in der Sekunde, Mantelnerv von Octopus³⁾, der wiederum eine sehr viel schnellere Reaktion zeigt (Anstieg 20 Sigmen).

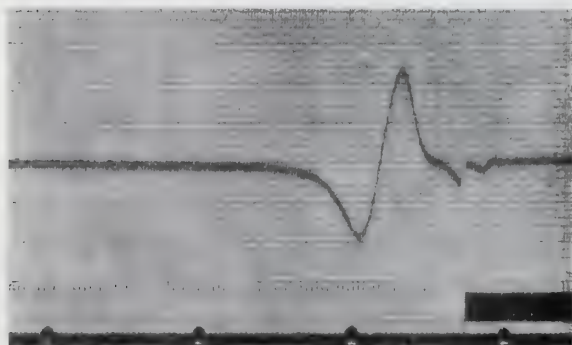


Abb. 193. Zweiphasischer Aktionsstrom vom Riechnerven des Hechtes. Ableitungsstrecke 4 mm. Temperatur 12°. Unten Zeit in $\frac{1}{5}$ Sekunden. (Nach GARTEN.)

Die Versuche an marklosen Nerven sind insofern besonders befriedigend, als bei der langsamen Reaktion unsere Registrierinstrumente vollkommen imstande sind, den Stromverlauf direkt richtig wiederzugeben.

Es ist beachtenswert, daß hier von den akzidentellen Oszillationen

des Aktionsstromes, wie sie von BROEMSER und GASSER für die markhaltigen Fasern angegeben worden sind, durchaus nichts zu sehen ist. Es scheint das entschieden doch für die GASSERSche Deutung zu sprechen.

¹⁾ GARTEN: Wintersteins Handb. Bd. III, 2. Hälfte, S. 144.

²⁾ BIEDERMANN, W.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 93. 1886. — GARTEN: l. c.

³⁾ FUCHS, S.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 103, S. 207. 1894. — HEAD, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 40, S. 207. — BORUTTAU: Ebenda Bd. 107. 1905.

Ruheströme bei Pflanzen.

Von

KURT STERN

Frankfurt a. M.

Mit einer Abbildung.

Zusammenfassende Darstellungen.

BEUTNER, R.: Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben. Stuttgart 1920. — BIEDERMANN, W.: Electrophysiologie. II. Jena 1895. — BOSE, CH. J.: Plant response. London 1906. — BOSE, CH. J.: Comparative Elektrophysiologie. London 1907. — BOSE, CH. J.: The nervous mechanism of plants. London 1926. — PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie. II. Leipzig 1904. — STERN, K.: Elektrophysiologie der Pflanzen. Berlin 1924. — WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens. Berlin 1905.

I. Allgemeine Charakterisierung der Ruheströme.

Als Ruheströme der Pflanzen bezeichnet man, entsprechend dem Brauch der tierischen Physiologie, die *langdauernden* Pflanzenströme, die Ausdruck *stationärer* Prozesse in oder an der Pflanze sind. Man erhält solche Ströme durch Verbinden von zwei an verschiedenen Gewebestellen angelegten Elektroden, jedoch nur bei *asymmetrischer* Ableitung. Asymmetrische Ableitung kann darin bestehen, daß an den beiden Gewebestellen die Art der Ableitung verschieden ist, z. B. verschiedene Ableitungsflüssigkeiten verwendet werden, oder darin, daß die physiologische Natur der beiden Ableitungsstellen verschieden ist. Im ersteren Falle spricht man von *äußerer* Asymmetrie, im letzteren von *innerer*. Man bezeichnet eine Stelle als *galvanometrisch positiv* oder *negativ*, je nachdem die Richtung des positiven Stromes im ableitenden Bogen, der ein Galvanometer enthält oder enthaltend gedacht wird, von ihr weg oder auf sie zu gerichtet ist. Die Größenordnung der beobachteten EMK beträgt einige 10^{-3} — 10^{-1} Volt.

II. Spezielle Charakterisierung der Ruheströme.

1. Ruheströme bei innerer Asymmetrie.

Ruheströme bei innerer Asymmetrie erhält man z. B. beim Ableiten von der Mittelrippe eines Blattes einerseits, seinem Mesophyll andererseits. Im allgemeinen zeigt sich hierbei die Mittelrippe galvanometrisch positiv gegen das Mesophyll, jedoch treten auch häufig „anormale“ umgekehrt gerichtete Ströme auf, z. B. bei *Urtica dioica*, *Primula chinensis*, *Begonia ricinifolia* und *xanthocarpa*¹⁾.

Besonders eingehend sind Ruheströme bei innerer Asymmetrie an den Blättern der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*) untersucht worden (Abb. 194).

¹⁾ KLEIN, B.: Ber. d. dtsh. botan. Ges. Bd. 16, S. 335. 1898.

Diese sitzen an einem geflügelten Blattstiel und bestehen aus zwei scharf voneinander abgegrenzten, mit Randstacheln versehenen Hälften. Diese Hälften sind nicht eben, sondern so gewölbt, daß ihre Oberseite konkav, ihre Unterseite konvex ist. Auf der Oberseite jeder Hälfte sitzen im Dreieck angeordnet drei Haare,

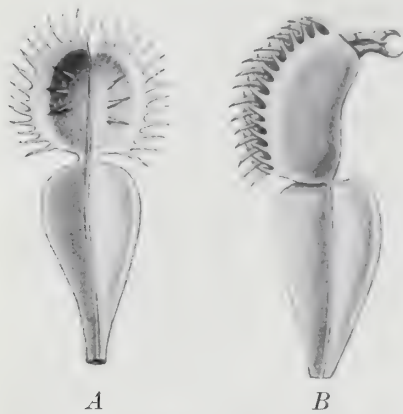


Abb. 194. Blatt von *Dionaea muscipula*. *A* in ungereiztem, *B* in gereiztem Zustande. In dem zusammengeschlagenen Blatte ist ein Ohrwurm gefangen. (Aus PFEFFER: Pflanzenphysiologie.)

die Hauptsitz einer Reizbarkeit sind. Auf einen Reiz hin klappen die beiden Blatthälften nach oben gegeneinander zusammen, so daß ein bohnenförmiges hohles Gebilde entsteht, in dem Insekten, die den Zusammenklappeiz hervorgerufen haben, eingeschlossen und durch verschiedene Sekrete verdaut werden können.

Untersucht man das galvanometrische Verhalten der einzelnen Stellen des Blattes im Ruhezustande, so findet man nach MUNK¹⁾, daß bei Ableitung von der Mittelrippe sich eine Stelle derselben, etwa $\frac{1}{3}$ von der Blattspitze entfernt, als am stärksten galvanometrisch positiv gegenüber allen anderen Stellen der Mittelrippe erweist und die Mittelrippe, dort, wo Stiel und Spreite zusammenstoßen als galvanometrisch negativ gegen das andere Ende der Spreite wie des Stieles²⁾. Leitet man von der Mittelrippe einerseits, der Blattfläche andererseits ab, so ergibt sich, daß jeder Punkt der Mittelrippe galvano-

metrisch positiv gegen einen beliebigen Punkt der Blattfläche ist. Bezeichnet man die Senkrechten auf der Mittelrippe in der Ebene der Blattfläche als Querlinien, so kann man die Spannungsverteilung auf der Blattfläche dadurch ausdrücken, daß man sagt: Auf jeder Querlinie findet sich ein Punkt maximalster galvanometrischer Negativität, die Verbindungslinie aller dieser Maxima — die sog. Hauptlängslinie — liegt der Mittelrippe annähernd parallel. Die Spannungsverteilung und Höhe der Potentiale sollte nach MUNK auf Ober- und Unterseite die gleiche sein, so daß je zwei senkrecht übereinander befindliche Punkte von Blattunter- und -oberseite keine Potentialdifferenz gegeneinander aufweisen würden. Dies ist nach BURDON-SANDERSONS³⁾ späteren Untersuchungen jedoch nicht zutreffend, und zwar haben wir nach ihm zwei physiologische Zustände von *Dionaea*blättern hinsichtlich ihres elektromotorischen Verhaltens zu unterscheiden:

1. Blätter im unmodifizierten Zustand. Ihre Oberseite ist galvanometrisch positiv gegen die Unterseite, ihr Ruhestrom also im Blatte von unten nach oben gerichtet.

2. Blätter im modifizierten Zustande. Ihre Oberseite ist galvanometrisch negativ gegen die Unterseite, ihr Ruhestrom also im Blatte von oben nach unten gerichtet.

Im unmodifizierten Zustand befinden sich solche Blätter, die überhaupt noch nicht gereizt sind oder bei denen seit der letzten Reizung ein längerer Zeitraum verstrichen ist. Durch Reizung werden sie in den modifizierten Zustand übergeführt.

¹⁾ MUNK, H.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. Jg. 1876, S. 30.

²⁾ Die Darstellung der obwaltenden Verhältnisse in meiner „Elektrophysiologie der Pflanzen“ ist irrtümlich. Ich möchte sie hiermit berichtigen.

³⁾ BURDON-SANDERSON: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B. Bd. 21, S. 495. 1873. — Philosoph. transact. Bd. 173 (I). 1882; Bd. 179 (I). 1888. — Biol. Zentralbl. Bd. 2. S. 481. 1882/83; Bd. 9, S. 1. 1889/90.

d. h. wenn man einem unmodifizierten Blatte einige Reizungen appliziert, so verringert sich zunächst der Spannungsunterschied zwischen Ober- und Unterseite auf Null, um dann mit jeder neuen Reizung zuzunehmen, aber derart, daß die vorher galvanometrisch negative Unterseite nunmehr galvanometrisch positiv gegen die Oberseite ist. Ein in diesem Stadium vom Blatte abgeleiteter Ruhestrom zeigt also die umgekehrte Richtung wie im unmodifizierten Blatt, und erst sehr allmählich durch längeres Ruhen gleicht sich die Potentialdifferenz zwischen Ober- und Unterseite des modifizierten Blattes wieder aus und kehrt sich wieder um in den Zustand des unmodifizierten Blattes, bei dem die Oberseite galvanometrisch positiv gegen die Unterseite ist. Die Richtung des Ruhestroms im Dionaeablatt ist also abhängig von vorangegangener Reizung und in dem modifizierten Blatte gewissermaßen Nachwirkung einer solchen.

Die Spannungsverhältnisse am Dionaeablatt sind zwar charakteristisch, doch kommen ähnliche auch bei anderen Blättern vor. So findet sich entsprechend dem Verhalten des Mittelrippenruhestroms bei Dionaea auch bei Ficus religiosa eine Verteilung derart, daß in der Nähe des Laminargrundes an der Mittelrippe eine Stelle maximalster galvanometrischer Negativität existiert, daß also bei Ableitung von diesem Punkte einerseits einer Stelle weiter oben an der Laminarrippe bzw. weiter unten an der Stielrippe andererseits ein Strom entsteht, der in der Laminarrippe bzw. dem Stiel von diesem Punkte weggerichtet ist. Umgekehrt ist die Spannungsverteilung bei Citrus decumana, wo bei entsprechender Ableitung die Ströme in der Mittelrippe von der Spitze bzw. Basis des Blattes auf einen Punkt maximalster galvanometrischer Positivität hin gerichtet sind. Ebenso finden sich vielfach Spannungsdifferenzen zwischen übereinanderliegenden Punkten von Blattober- und -unterseite, und auch die Änderung der Richtung des Ruhestroms nach vorhergehender Reizung ist nach Beobachtungen BOSES keine spezielle Eigentümlichkeit des Dionaeablattes.

Drüsige Organe sind nach den Beobachtungen BOSES im Ruhezustand galvanometrisch positiv gegen drüsenfreie, z. B. die drüsige Innenseite der Nepentheskanne gegen deren Außenseite, die drüsigen Teile von Drosera gegen nichtdrüsige.

Nach Untersuchungen MÜLLER-HETTLINGENS¹⁾ sind die Kotyledonen von Vicia faba galvanometrisch positiv sowohl gegen die oberhalb wie die unterhalb von ihnen befindlichen wachsenden Teile (Epikotyl, Hypokotyl, Wurzel). DUBOIS²⁾ fand das gleiche Verhalten für Lupinus. Ob ganz allgemein wachsende Teile galvanometrisch negativ gegen ausgewachsene sind, bleibt noch zu untersuchen, wie überhaupt auf unserem Gebiete nur zahlreiche Einzelheiten, aber keine allgemeinen Gesetzmäßigkeiten bekannt sind. BOSE glaubt den Satz aufstellen zu können, daß der Ruhestrom im Gewebe von der weniger erregbaren zu der erregbareren Stelle fließe. Letztere wäre demnach galvanometrisch positiv. Da in den Versuchen MÜLLER-HETTLINGENS wohl die wachsenden jungen Teile die erregbareren sind, aber galvanometrisch negativ, so dürfte BOSES Anschauung den Tatsachen nicht gerecht werden.

Die bisher besprochenen Ruheströme betreffen nur unverletzte Organe. Aber auch an verletzten Organen treten außer den die Verletzung unmittelbar begleitenden kurzdauernden Reizströmen Ruheströme auf, die der Ausdruck des durch die Verletzung geschaffenen stationären asymmetrischen Zustandes sind. *Die verletzte Stelle ist in der Regel galvanometrisch negativ gegenüber einer unverletzten*, jedoch hat HERMANN³⁾ in einigen Fällen auch das umgekehrte Verhalten

¹⁾ MÜLLER-HETTLINGEN: J. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 31, S. 193. 1883.

²⁾ DUBOIS, E.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 923. 1899.

³⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 4, S. 155. 1871.

beobachtet (Tropaeolum, Polygonum, Hordeum). TOMPA¹⁾ findet bei Samen von Dikotylen galvanometrische Negativität, bei Samen von Monokotylen galvanometrische Positivität einer verletzten Stelle des Keimblattes gegenüber dem Keimling.

Ableitung von zwei verletzten Stellen hat RANKE²⁾ untersucht, nämlich von enthäutetem Längs- und Querschnitt. Dabei zeigte sich der Querschnitt galvanometrisch positiv gegenüber dem Längsschnitt, ein gleiches Verhalten fand KELLER³⁾ an entrindeten Zweigstücken, doch ist nach VELTEN dies Verhalten, das RANKE unzweckmäßig als „wahren Pflanzenstrom“ bezeichnete, nicht ausnahmslos. So ist z. B. der Stengelquerschnitt von Nasturtium officinale galvanometrisch negativ gegen dessen enthäuteten Längsschnitt.

Läsionsruhestrome am Apfel untersuchten LOEB und BEUTNER⁴⁾. An der oberen Hälfte eines Apfels wurde eine Verletzung in Form einer flachen Höhlung angebracht und von der Höhlung mit $m_{/50}$ -KCl abgeleitet. Als zweite Ableitung diente ebenfalls $m_{/50}$ -KCl in einer Schale, in die der Apfel mit seiner unteren Hälfte eintauchte. Der Läsionsruhestrom blieb während vieler Minuten annähernd konstant. Die verletzte Stelle war galvanometrisch negativ. Wurde die Höhlung durch Abtragen weiterer Schichten von Fruchtfleisch vertieft, so änderte sich die EMK des Läsionsruhestromes nicht merklich. Erst nachdem das ganze Fruchtfleisch bis auf eine $\frac{1}{4}$ cm dicke Schicht abgetragen war, verminderte sie sich, um bei fast völliger Entfernung des Fruchtfleisches gleich Null zu werden.

2. Ruhestrome bei äußerer Asymmetrie.

Ruhestrome bei äußerer Asymmetrie, also bei verschiedener Ableitungsflüssigkeit an beiden Elektroden, sind in der tierischen Physiologie schon lange bekannt. Bei Pflanzen sind eingehende diesbezügliche Untersuchungen erstmals von LOEB und BEUTNER angestellt worden. Es ergaben sich ebenfalls Ruhestrome, jedoch von geringerer EMK als an Tieren. Parallelversuche an Ölketten ergaben nahe Übereinstimmung mit dem Verhalten der lebenden Objekte. Wird an einer Elektrode die Ableitungsflüssigkeit konstant gehalten, an der anderen die Art des Kations bei gleicher Konzentration variiert, so zeigt sich die EMK der Ruhestrome in charakteristischer Weise abhängig von der Natur der an der Elektrode mit wechselnder Ableitungsflüssigkeit verwendeten Kationen. Es ergibt sich nämlich in bezug auf die elektromotorische Wirksamkeit die Reihe $K < Na < Ba < Ca < Mg$, eine Reihe, die schon früher von HÖBER für asymmetrische Ableitung

von Muskeln gefunden worden war. Als Beispiel sei eine Versuchsreihe vom Blatt von Ficus elastica angeführt.

EMK	Ableitungsflüssigkeit an der variablen Elektrode
0,013 V	$m_{/10}$ -KCl
0,030 V	$m_{/10}$ -NaCl
0,048 V	$m_{/10}$ -BaCl ₂
0,054 V	$m_{/10}$ -CaCl ₂
0,056 V	$m_{/10}$ -MgCl ₂

Diese Ergebnisse wurden später von MICHAELIS und FUJITA⁵⁾ erweitert. Sie fanden bei gleicher Versuchsanordnung am Apfel die Reihe H, Rb, K, Na, Li, Ca, Ba, Mg, Al, wobei die elektromotorische Wirkung bei jedem Gliede der Reihe stärker, und zwar positivierend ist wie bei

vorhergehendem. Bei Variation der Anionen läßt sich dagegen eine sichere Reihe nicht aufstellen. Bemerkenswert ist, daß das H-Ion sich nicht merklich von den

¹⁾ TOMPA, A.: Beih. z. botan. Zentralbl. Bd. 12, S. 99. 1902.

²⁾ RANKE, J.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. München, E.-N. Kl. Bd. 2, S. 177. 1872.

³⁾ KELLER, R.: Die Elektrizität in der Zelle. Wien 1918.

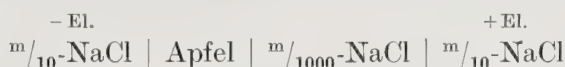
⁴⁾ LOEB, J. u. R. BEUTNER: Biochem. Zeitschr. Bd. 41, S. 1. 1912; Bd. 44, S. 503. 1912; Bd. 51, S. 288. 1913; Bd. 59, S. 195. 1914.

⁵⁾ MICHAELIS, L. u. A. FUJITA: Biochem. Zeitschr. Bd. 158, S. 11. 1925.

übrigen einwertigen Kationen in seiner Wirksamkeit unterscheidet. Vorbehandlung der Apfelschale mit Äther, Formaldehyd oder Sublimat beeinflusst ihr elektromotorisches Verhalten nicht, Kochen vermindert die EMK nur wenig. Die stromerregende äußere Asymmetrie braucht jedoch nicht in qualitativer Verschiedenheit der Ableitungsflüssigkeit an beiden Elektroden zu bestehen. Bereits Verschiedenheit der Konzentration bei gleichem Elektrolyten genügt. Es ergibt sich nach LOEB und BEUTNER folgendes:

I. Es wird stets, also unabhängig von der Natur der verwendeten Salze, die Ableitungsstelle an der verdünnten Lösung galvanometrisch positiv. Reines Wasser wirkt wie eine verdünnte Lösung. Dieser Konzentrationseffekt ist umkehrbar, jedenfalls bei Pflanzen mit glatten unverletzten Oberflächen. Wird also bei einer bestimmten Konzentrationsdifferenz gemessen, dann eine Ableitungsflüssigkeit ersetzt, von neuem gemessen, und dann wieder die ursprüngliche Ableitungsflüssigkeit verwendet, so stellt sich auch die ursprüngliche EMK wieder ein, außer bei runzligen oder verletzten Oberflächen. Bei diesen verhindert anscheinend Adsorption das zur Reversibilität erforderliche Abgeben der beim Wechseln der Ableitungsflüssigkeit aufgenommenen Ionen. Der Konzentrationseffekt ist nach MICHAELIS und FUJITA (l. c.) am größten bei einwertigen Kationen, kleiner bei mehrwertigen, während die Konzentration des Anions belanglos ist.

II. Elektromotorischer Konzentrationseffekt wird nur durch permeierende Substanzen hervorgerufen, impermeable, also osmotisch wirksame Stoffe, erzeugen keinen Konzentrationseffekt. Als Beispiel für die elektromotorische Wirksamkeit permeierender Anaesthetica führt BEUTNER folgende Messungen an: Die Kette



hatte eine EMK von 0,119 Volt, nach Zusatz von 10% Äthylalkohol sank sie auf 0,110 Volt, nach Zusatz von 20% Äthylalkohol auf 0,099 Volt, nach Zusatz von 40% Äthylalkohol auf 0,083 Volt.

III. Der Konzentrationseffekt ist bei hohen Konzentrationen stets kleiner als bei niedrigen. Folgende Tabelle nach Versuchen am Apfel belegt dies zahlenmäßig.

	1. Versuch	2. Versuch
$m/_{10}\text{-}$ gegen $m/_{50}\text{-NaCl}$	0,029 V	0,024 V
$m/_{50}\text{-}$ gegen $m/_{250}\text{-NaCl}$	0,042 V	0,036 V
$m/_{250}\text{-}$ gegen $m/_{1250}\text{-NaCl}$	0,041 V	0,038 V

IV. Der Konzentrationseffekt der verletzten enthäuteten Oberfläche ist bedeutend geringer als der unversehrten. So ergab sich für einen Versuch am Apfel

	Unverletzte Oberfläche	Verletzte Oberfläche
$m/_{1000}\text{-}$ gegen $m/_{100}\text{-KCl}$	0,052 V	0,020 V
$m/_{100}\text{-}$ gegen $m/_{10}\text{-KCl}$	0,046 V	0,018 V
$m/_{10}\text{-}$ gegen $m/_{1}\text{-KCl}$	0,014 V	0,009 V

BEUTNER wie MICHAELIS und FUJITA nehmen an, daß an der Erzeugung der von ihnen beobachteten Potentialdifferenzen wesentlich die tote Cuticularsubstanz beteiligt ist. Das schließt natürlich nicht aus, daß auch die lebenden Protoplasamembranen des Apfels ähnliche Potentialdifferenzen erzeugen können. So fand JOST¹⁾, daß

¹⁾ JOST, L.: Bioch. Zeitschr. Bd. 179, S. 400. 1927; dazu L. MICHAELIS: Bioch. Zeitschr. Bd. 185, S. 11. 1927.

I. die Potentialdifferenz bei der Versuchsanordnung von MICHAELIS und FUJITA durch Abtöten nur in manchen Fällen unverändert blieb, in anderen aber beträchtlich sank,

II. auch nach Entfernung der Cuticula am Apfel Potentialdifferenzen auftreten, die in Höhe und Konzentrationsabhängigkeit denen des ungeschälten Apfels gleichen,

III. nach 12stündigem Wässern geschälte tote Äpfel die Fähigkeit Konzentrationseffekt zu geben verlieren, lebende nicht.

Theoretisch bedeutungsvoll sind Befunde von MATSUO¹⁾ (bei HÖBER). Er untersuchte den Einfluß von basischen und Säurefarbstoffen und fand sie etwa von gleicher elektromotorischer Wirksamkeit am Apfel wie anorganische Salze. Propylamin und Tetramethylammoniumsalz wirken positivierend. Das gleiche Verhalten zeigen die genannten Stoffe gegenüber Membranen aus gerbsaurer Gelatine, während sie sich Ölketten gegenüber anders verhalten.

3. Abhängigkeit der pflanzlichen Ruheströme von verschiedenen Faktoren.

Die EMK der Ruheströme erweist sich in hohem Maße abhängig vom Ausmaße der verschiedenen äußeren und inneren Bedingungen. Über den Einfluß von Stoffwechselvorgängen berichten HAAKE²⁾ und KLEIN³⁾. Durch Sauerstoffentzug und die damit verbundene Sistierung der Atmung sinkt die EMK des Ruhestroms beträchtlich, um einen konstanten Wert anzunehmen. Die Veränderung ist reversibel. Manchmal trat auch nach vorangegangenen Sinken der Potentialdifferenz eine Steigerung über deren normalen Wert in Luft ein. Ferner kann ein reversibles Absinken der Ruhestrom-EMK auf einen konstanten Wert durch Verdunkelung bei grünen Blättern zustande kommen, bei denen dadurch die CO₂-Assimilation unterbunden wird, dagegen verändern sich die Ruheströme nicht grüner, also nicht assimilierender Pflanzenteile nur sehr wenig bei Verdunkelung. Aus der HAAKESchen Arbeit ist nicht immer klar erkenntlich, ob es sich bei den beobachteten Erscheinungen um Ruhe- oder Aktionsströme handelt, da genaue Zeitangaben fehlen. Es treten wohl bei Belichtung und Verdunkelung, sowie CO₂- oder O₂-Entzug sowohl kurzdauernde Aktionsströme auf wie stationäre Veränderungen der Ruheströme.

Auch Horizontallegen vertikaler Pflanzenteile erzeugt Ruheströme, und zwar wird die Unterseite galvanometrisch positiv gegen die Oberseite. Nach BRAUNER⁴⁾ tritt dies „geoelektrische Phänomen“ sowohl an lebenden wie toten Pflanzen, wie an salzgetränkten Pergamentscheiben auf und beruht auf einem durch die Schwerkraft bedingten Strömungsstrom in den Membranporen.

Nach BOSE zeigt der Ruhestrom eine Temperaturabhängigkeit derart, daß seine EMK durch Temperaturzunahme steigt, durch -abnahme sinkt, wobei es sogar bis zur Umkehr seiner ursprünglichen Richtung kommen kann. Eine derartige Umkehr des Ruhestromes bei Temperaturabnahme beobachtete auch PLOWMANN⁵⁾, als er Poinsettiapflanzen vom Gewächshaus ins Zimmer brachte. Ferner gibt PLOWMANN an, daß der Ruhestrom am Vormittag stets absteigend sei, gegen Mittag Null, am Nachmittag aufsteigend. Er kommt zu dem nicht hinreichend begründeten Schluß, daß, wenn Pflanzen physiologisch aktiv sind, der normale Strom aufsteigend sei, während bei inaktiveren Pflanzen der Strom ent-

¹⁾ MATSUO, T.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 132. 1923.

²⁾ HAAKE, O.: Flora Bd. 50, S. 454. 1892.

³⁾ KLEIN, B.: Ber. d. dtsh. botan. Ges. Bd. 16, S. 335. 1898.

⁴⁾ BRAUNER, L.: Kolloidchem. Beih. Ambronn-Festschr. S. 143. 1926. — Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 66, S. 381. 1927.

⁵⁾ PLOWMANN, A. B.: Americ. journ. of science, Ser. 4, Bd. 15, S. 94. 1903.

weder fehlt oder abwärts gerichtet ist. Die Angaben PLOWMANNs bedürfen der Nachprüfung.

Daß eine Richtungsumkehr auch durch vorangegangene Reizung zustande kommen kann, wurde bereits bei Besprechung der Ruhestrome von *Dionaea* erwähnt, weitere Beispiele derartiger Ermüdungsumkehr führt BOSE an. Auch die Beobachtung KUNKELs gehört hierher, daß durch Welken eine Umkehr des normalen Blattstroms eintritt, der bei Wiederfrischwerden wieder die normale Richtung einnimmt. Ferner ist durch mehrstündiges Untertauchen in Wasser eine Umkehr des normalen Ruhestromes an Blättern zu erzielen.

Absterbendes Gewebe ist im allgemeinen galvanometrisch negativ sowohl gegen lebendes wie gegen abgestorbenes Gewebe. Leitet man von zwei Stellen eines abgestorbenen Gewebes ab, so erhält man nach BOSE in der Regel gar keinen Ruhestrom oder einen solchen, dessen Richtung der des Ruhestroms am lebenden Organ entgegengesetzt ist. In anderen Fällen zeigt aber dasselbe Gewebe gleichgroße und gleichgerichtete EMK, gleichviel ob es lebend oder tot ist (*Ficus*blatt nach BEUTNER, Apfelschale nach MICHAELIS-FUJITA). Dieses verschiedenartige Verhalten erklärt sich wohl so: Bei der üblichen Ableitungsmethode liegen zwischen den Elektroden in einem lebenden Gewebe eine große Anzahl teils toter teils lebender Membranen, deren jede gemäß ihrer physikalisch-chemischen Beschaffenheit Adsorptions-, Diffusions- und Verteilungspotentiale erzeugen kann. Die gemessene EMK gibt nur die Differenz der elektromotorischen Kräfte an den Ableitungsstellen, die durch das Zusammenwirken aller Potentiale im Gewebe zustande kommt. Heben sich die von den lebenden Membranen erzeugten EMK annähernd auf oder sind sie klein gegen die von den toten Membranen erzeugten, so kann beim Absterben die Potentialdifferenz nahezu unverändert bleiben, im gegenteiligen Falle kann sie aber große Änderungen erfahren.

Näheres über die Erklärung der Ruhestrome siehe CREMER: Theorie der elektrischen Erscheinungen in diesem Bande.

Nicht mehr berücksichtigt werden konnten leider: JOST, L.: Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wissensch. 1927. 13. Abt. — LUNDBLAD, T.: Beiträge z. pflanzt. Elektrophysiologie. Upsala 1927.

Die Elektrizitätserzeugung der Haut und der Drüsen.

Von

M. GILDEMEISTER

Leipzig.

Mit 4 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

E. DU BOIS-REYMOND: Untersuchungen über tierische Elektrizität, Bd. I, S. 10 (Menschenhaut), S. 26 (Sekretionsorgane), S. 470 (Tierhaut); Bd. II 2, S. 7 (Froschhaut), S. 180 (Tierhaut), S. 186ff. (Menschenhaut). — L. HERMANN, Handb. d. Physiol. Bd. I, S. 241 (Haut- u. Schleimhautpotentiale); Bd. V/1, S. 441 (Drüsen). — W. BIEDERMANN: Elektrophysiologie, S. 392ff. Jena 1895. — A. D. WALLER: Die Kennzeichen des Lebens. Berlin 1905.

Während die elektrischen Eigenschaften der Muskeln¹ und Nerven in ihren Grundzügen schon vor etwa 80 Jahren von E. DU BOIS-REYMOND erforscht worden sind, ist auf dem Gebiete, von dem wir hier zu sprechen haben, noch nicht sehr viel Sicheres bekannt.

Was zunächst die Haut anbetrifft, so finden sich in den älteren Werken über Elektrophysiologie, wobei in erster Linie die klassischen Untersuchungen von DU BOIS-REYMOND¹⁾ zu nennen sind, viele Angaben über längerdauernde oder auch schnell schwankende Potentialdifferenzen zwischen zwei Hautstellen, sowohl beim üblichen Laboratoriumstier, dem Frosch, als beim Menschen. Es wird noch später erwähnt werden, daß z. B. zwei Hautstellen des Menschen fast niemals elektrisch gleichartig sind, sondern manchmal sehr große Potentialdifferenzen gegeneinander aufweisen. Aber die Herkunft derselben ist in diesem Falle wie in vielen anderen strittig, denn die Haut enthält sehr mannigfache Elemente: verhornte und tätige Epithelzellen, Drüsen, Bindegewebe, Gefäße, und es ist sehr zweifelhaft, ob eine im besonderen Falle beobachtete Potentialdifferenz der Drüsentätigkeit zuzuschreiben ist (wie es gewöhnlich geschieht), oder der Tätigkeit eines der übrigen Hautbestandteile; ob sie vielleicht einem schon jetzt einigermaßen durchsichtigen physikochemischen Prozeß entstammt (Reibung trockener Hornschichten; Verschiebung von Elektrolyten in geladenen Kanälen [„Strömungsströme“]) oder einem noch rätselhaften „biologischen“ Vorgang; ob sie überhaupt in der Haut entstanden ist oder in tiefer liegenden Organen, wie die gewöhnlichen Muskelaktionsströme und das Elektrokardiogramm. Die bedeutendste Rolle schreiben, wie schon erwähnt, die meisten

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen über tierische Elektrizität, I. u. II.

Autoren den Hautdrüsen zu; erst ausgedehnte Untersuchungen an drüsenloser Haut werden darüber Klarheit bringen.

Als Beispiel für die Schwierigkeiten, die hier zu überwinden sind, mag ein Versuch erwähnt werden, der seinerzeit viel erörtert worden ist. Leitet man von den beiden Händen einer Versuchsperson zu einem empfindlichen Galvanometer ab und kontrahiert die Muskeln eines Armes, so wird das Instrument kräftig abgelenkt (im Sinne der Negativität des tätigen Armes), auch wenn einige naheliegende Versuchsfehler, nämlich Berührung der Elektroden, Änderung der Eintauchtiefe und schließlich Druck auf Hautstellen, die sich in der Flüssigkeit befinden, vermieden werden. Der Entdecker DU BOIS-REYMOND¹⁾ glaubte in diesem „Willkürversuch“ ein Muskelphänomen zu sehen, nämlich die negative Schwankung der Muskelaktionsströme und sträubte sich gegen die BECQUERELSche Hypothese²⁾, daß es sich um einen Ausdruck der Tätigkeit der Haut, insbesondere ihrer Drüsen handle; HERMANN³⁾ nahm, gestützt auf Tierversuche, die Drüsentheorie wieder auf. WALLER⁴⁾ dachte an Versuchsfehler und H. LEHMANN⁵⁾ ist kürzlich wieder zu einer der DU BOISSchen verwandten Auffassung zurückgekehrt, weil das Phänomen nicht die lange Latenzzeit hat, die man sonst bei Hautpotentialen (s. S. 780) beobachtet. Jedoch handelt es sich nach seiner Auffassung nicht um die negative Schwankung der Muskelaktionsströme (moderner ausgedrückt, um die Differenz zwischen den aufsteigenden und den absteigenden Phasen dieser Ströme), sondern um Deformationspotentiale der Muskeln, die wahrscheinlich mit den schon erwähnten „Strömungsströmen“ verwandt sind.

Bei den großen Körperdrüsen sind im Gegensatz zur Haut die experimentellen Schwierigkeiten beträchtlich, da sie schwer zugänglich und mit Bindegewebe bekleidet sind.

Es soll hier erst über die älteren Versuche an der Haut und Schleimhaut der Kalt- und Warmblüter berichtet werden. Wir können uns dabei ziemlich kurz fassen, weil die Untersuchungen, vom modernen Standpunkt aus betrachtet, meistens recht unvollkommen waren; insbesondere hat man der Zusammensetzung der Elektrodenflüssigkeiten (die ja, wie aus den neueren analogen Untersuchungen an Muskeln hervorgeht, von größter Bedeutung ist) wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Dann kommen neuere Untersuchungen über den Einfluß der bespülenden Flüssigkeiten auf die Hautpotentiale zur Sprache, sodann die spärlichen Untersuchungen an großen Drüsen. Dann folgt zum Schluß eine längere Erörterung über den galvanischen Hautreflex bei Tier und Mensch.

Während man bei Muskeln und Nerven hinreichend scharf zwischen Ruhe- und Tätigkeitspotentialen unterscheiden kann, ist diese Unterscheidung bei Haut und Drüsen viel schwerer, oft überhaupt unmöglich, da es an einem hinreichend feinen Indikator für Ruhe und Tätigkeit fehlt. Es soll deshalb, wie vielfach üblich, von den *Bestandpotentialen* gesprochen werden, wenn die Organe nicht absichtlich gereizt worden sind; im gegenteiligen Falle von *Antwortpotentialen*, oder, wenn es bei der Messung zu elektrischen Strömen im Ableitungsbogen kommt, von Bestand- und Antwortströmen⁶⁾.

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen usw. Bd. II/2, § IV, besonders S. 276ff. und 321.

²⁾ S. 356 der zitierten Untersuchungen.

³⁾ HERMANN, L. u. B. LUCHSINGER, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 17, S. 310 und Bd. 18, S. 470. 1878; Handb. d. Physiol. Bd. I/1, S. 221.

⁴⁾ WALLER, A. D.: Kennzeichen des Lebens, S. 157. Berlin 1905.

⁵⁾ LEHMANN, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207, S. 316. 1925.

⁶⁾ Es ist sehr unwahrscheinlich, daß die *Potentiale* in allen Fällen, ohne äußere Schließung, im natürlichen Zustand der Organe zu *Strömen* Anlaß geben!

A. Ältere Untersuchungen über die Hautpotentiale.

I. Bestandpotentiale.

a) Kaltblüter.

E. DU BOIS-REYMOND¹⁾ war der erste Forscher, der die Feststellung machte, daß bei Anlegung zweier mit Kochsalzlösung (konzentriert oder physiologisch) getränkter Elektroden an Außen- und Innenfläche eines abgetrennten Hautstücks eines Frosches oder einer Kröte ein Strom nachzuweisen ist, der im äußeren Schließungsbogen von Innenfläche über das Meßinstrument zur Außenfläche, in der Haut selbst also von Außenfläche zu Innenfläche geht (einstiegender Strom). Die Außenfläche verhält sich hier also galvanometrisch negativ (zinkartig) gegen die Innenfläche. Die Spannungsdifferenz wird allmählich kleiner, besonders wenn die Lösung stark ist. Auch bei der Benetzung mit Wasser beobachtete DU BOIS einen einsteigenden Strom. Andere Chemikalien, konz. Salze, Laugen, Säuren gaben sehr unübersichtliche Resultate, zumal da noch zeitliche Veränderungen hinzukamen. Alle diese Erscheinungen wurden von dem Entdecker den Hautdrüsen zugeschrieben, da er bei Fischen, deren Haut er für drüsenlos hielt, nichts Analoges beobachten konnte.

Spätere Autoren²⁾ wiederholten diese Untersuchungen und dehnten sie auch auf die Schleimhaut (Zunge, Magen, Kloake) der Amphibien und auf die Haut von Avertebraten (Blutegel) aus (ROSENTHAL, ENGELMANN, BIEDERMANN, HERMANN, WALLER). Die Ergebnisse an Haut und Schleimhaut glichen im großen und ganzen denen DU BOIS', jedoch kamen noch einige neue Befunde hinzu: so fand BIEDERMANN, daß der Froschschleimhautstrom bei starker Abkühlung aussteigend werden kann. Ferner fanden HERMANN und BIEDERMANN im Gegensatz zu DU BOIS einen einsteigenden Strom bei Fischen, an denen F. E. SCHULTZE³⁾ zahlreiche Schleimdrüsen nachgewiesen hatte. Bei Verdünnung der ableitenden Kochsalzlösung wurde die Negativität der Außenfläche stärker (von BIEDERMANN bei Frosch und Fisch gefunden); mit Rücksicht auf die später zu referierenden Befunde muß aber betont werden, daß anscheinend das Volum der Elektrodenflüssigkeit immer sehr klein war, so daß der Salzgehalt der Flüssigkeit schlecht definiert und z. B. bei Wasserableitung nicht sehr gering war, weil sich die Hautsalze beimischten. Ferner wurde gewöhnlich mit Tonelektroden gearbeitet, so daß die Flüssigkeit wohl reich an Ca gewesen ist. Alle Untersucher stellten eine große Variabilität der Hautpotentiale und einen recht undurchsichtigen Einfluß von Jahreszeit, Ernährungszustand, Versuchsdauer, Vorbehandlung der Tiere usw. fest⁴⁾. Narkotika und Sauerstoffmangel setzen den Bestandsstrom herab [BIEDERMANN S. 409]⁵⁾.

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen usw. II/2, S. 9ff.

²⁾ ROSENTHAL, J.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1865, S. 301 (Magen und Darm des Frosches). ENGELMANN, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 6, S. 146. 1872. — BIEDERMANN, W.: a. a. O. S. 766: Frosch, Haut und Schleimhaut; Blutegel. — HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 17, S. 291. 1878 (Bestand- und Antwortströme der Haut von Frosch, Katze, Mensch); ebenda Bd. 18, S. 460. 1878 (mit LUCHSINGER: Bestand- und Antwortströme der Zunge von Frosch, Hund, Katze, der Pfotenhaut von Hund und Ratte); ebenda Bd. 27, S. 280. 1882 (Bestandströme der Fisch- und Schneckenhaut); ebenda Bd. 58, S. 242. 1894 (Haut von Frosch, Proteus, Katze). — WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens. Berlin 1905.

³⁾ SCHULTZE, F. E.: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3, 1867.

⁴⁾ Gelegentlich erwies sich der Bestandsstrom der Froschhaut auch als aussteigend (HERMANN, Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 17, S. 302 Anm.). Auch die Aalhaut zeigte nach starken Bewegungen des Tieres manchmal Positivität der Außenfläche (W. REID und A. G. TOLPUTT, Journ. of physiol. Bd. 16, S. 203. 1894).

⁵⁾ Siehe auch A. D. WALLER u. N. H. ALCOCK: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B Bd. 77, S. 277 u. Bd. 78, S. 159. 1906. — MANSFELD, G.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 131, S. 457. 1910.

b) Warmblüter.

Auch darüber sind die ersten Angaben schon von E. DU BOIS-REYMOND gemacht worden¹⁾. Sehen wir ab von den Mitteilungen über Ladungen der Körperoberfläche, die offenbar durch Reibung zu hohen Potentialwerten geführt haben²⁾, so fand DU BOIS, daß normale Hautstellen sich beim Menschen gegen Wundflächen negativ verhalten, was wohl als Zinkartigkeit der Epidermis im Verhältnis zu den tieferen Geweben zu deuten ist³⁾. Jedoch zeigte ein Stück abgetrennter Leichenhaut das entgegengesetzte Verhalten⁴⁾. Unverletzte Stellen der Oberhaut hatten gegeneinander sehr wechselnde Potentiale, die in vorläufig noch recht undurchsichtiger Weise von Zerrung, Druck, Benetzung mit Elektrolyten, Temperatur u. dgl. abhängen.

Der Bestandstrom der Katzenpfote ist einsteigend⁵⁾; er wird, was theoretisch wichtig ist, bedeutend schwächer oder verschwindet, wenn die Haut so weit abgetragen wird, daß die Drüsen noch erhalten bleiben (HERMANN). Pilocarpin verstärkt ihn, die Wirkung von Atropin war fraglich.

Der Bestandstrom der Taubenhaut ist äußerst gering, der der Schleimhaut im Taubenkropfe einsteigend⁶⁾.

II. Antwortpotentiale.

Während die Angaben über die Bestandpotentiale bei Kochsalzableitung ziemlich einheitlich sind, sind die über Antwortpotentiale ganz divergierend, selbst bei demselben Tier und unter anscheinend ganz gleichartigen Versuchsbedingungen. Offenbar spielen dabei Faktoren mit, die die älteren Untersucher nicht beherrschten oder beachteten, in erster Linie wohl Zusammensetzung und Acidität der Elektrolytflüssigkeit, dann vielleicht auch Mangel des natürlichen Sauerstoffs bei der Haut, Überschuß an Sauerstoff bei solchen Geweben, die dem Körperinnern entnommen sind, schließlich vielleicht auch zu große Trägheit der Registrierinstrumente. Wesentlich ist es anscheinend auch, ob das Organ, in den meisten Fällen die Haut, indirekt (durch künstliche Nervenreizung oder reflektorisch) in Tätigkeit versetzt ist, oder unmittelbar durch Reibung oder einen hindurchgeschickten Induktionsstoß; im letzteren Falle kommen noch Potentiale durch Polarisierung oder durch unmittelbare Zellbeeinflussung (Membrandurchlöcherung?) hinzu⁷⁾. In folgendem sind die Angaben kurz zusammengestellt:

a) Kaltblüter.

Indirekte Reizung vom Nerven aus. Beim Frosch ist der Antwortstrom bei der Ableitung zu einem Galvanometer:

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Untersuchungen usw. Bd. II/2, § IV.

²⁾ Untersuchungen Bd. I, S. 10ff. — Über Ladungen des Körpers siehe auch S. 683 des vorliegenden Bandes.

³⁾ Neuerdings ist diese Tatsache wieder entdeckt und als Lebensäußerung des Granulationsgewebes gedeutet worden (MELCHIOR u. RAHM: Zentralbl. f. Chir. 1921, S. 816). — O. BECK, (ebenda 1922, Nr. 32) hat dann die richtige Erklärung gegeben. — Gegen die Mundschleimhaut ist die Armhaut meistens positiv; die Potentialdifferenz nimmt bei körperlicher Arbeit ab (STRAUSS, W.: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 107, S. 56. 1927; Klin. Wochenschr. Jg. 4, Nr. 28. 1925).

⁴⁾ In diesem Zusammenhange ist es wohl von Wichtigkeit, daß nach WALLER abgetrennte Warmblüterhaut nach dem Tode auch in ihren sonstigen elektrischen Verhältnissen Änderungen aufweist.

⁵⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 17, S. 291. 1878; Bd. 58, S. 242. 1894. WALLER, A. D.: Kennzeichen des Lebens, S. 126. Berlin 1905.

⁶⁾ REID, E. W.: Journ. of physiol. Bd. 16, S. 360. 1894.

⁷⁾ Siehe die Angaben von U. EBBECKE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 211, S. 773. 1926 über die Superposition von Flammströmen und hindurchgeschickten Gleichströmen bei der Froschhaut.

nach RÖBER¹⁾ (Beinhaut) aussteigend, aber mit Ausnahmen;
nach WALLER aussteigend, jedoch wird er nach mehrfacher Wiederholung des Versuchs einsteigend;

nach HERMANN (Rückenhaut) gewöhnlich einsteigend, jedoch wird auch einsteigende Richtung oder Mehrphasigkeit beobachtet. Beim RÖBERSchen Präparat ist nach H. aussteigender Vorschlag die Regel.

Die Zungenschleimhaut des Frosches zeigt bei der Reizung vom Nerven aus nach HERMANN (Glossopharyngeus und Hypoglossus) dreiphasischen Antwortstrom (einsteigend-aussteigend-einsteigend);

nach BIEDERMANN aber, ebenso wie Rachen und Kloake, aussteigenden Antwortstrom.

Bei direkter Reizung durch einen Induktionsschlag haben gesehen:

bei der Froschhaut ENGELMANN und WALLER aussteigenden Strom, bei der Aalhaut REID und TOLPUTT²⁾ unregelmäßige Ströme.

Auch direkte Reizung der Froschzunge durch Reiben erzeugte einen aussteigenden Strom (BIEDERMANN).

b) Warmblüter.

Hier sind die Angaben einheitlicher. Alle Untersucher [HERMANN und LUCHSINGER³⁾, WALLER] haben bei Katze und Mensch an Haut und Schleimhaut einsteigenden Antwortstrom gefunden, sowohl bei indirekter, als bei direkter elektrischer Reizung. Nur einmal hat WALLER bei einer Katzenpfote, 24 Stunden nach dem Tode des Tieres, auf direkten elektrischen Reiz hin einen aussteigenden Strom gesehen⁴⁾.

III. Theoretisches.

Es ist schon oben angedeutet worden, daß DU BOIS-REYMOND die Hautpotentiale ausschließlich den Hautdrüsen zuschrieb, und demgemäß nahm er einen Zusammenhang zwischen ihnen und den Sekretionsvorgängen an, ohne sich näher darüber auszusprechen. HERMANN⁵⁾ übertrug die aus der Muskelphysiologie stammende Alterationstheorie auch auf das vorliegende Gebiet: in den Hautzellen, in erster Linie in den Drüsen, jedoch vielleicht auch in den oberflächlichsten Zellagen der Epidermis, spielt sich dauernd der Vorgang der Alteration ab, worunter ein chemischer Prozeß, eine Umwandlung in die spezifischen Drüsenprodukte, oder in Schleim und Hornsubstanz zu verstehen ist, und dabei entstehen Potentialdifferenzen, und zwar wird das Alterierte negativ. In der „ruhenden“ Drüse ist die Alteration nur gering, daher schwache einsteigende Ströme; wird sie gereizt, so steigt die Intensität des Prozesses, daher starker einsteigender Bestandstrom. Die tatsächlichen Abweichungen von diesem Schema nötigten zu mannigfachen Modifikationen dieser Theorie, z. B. Annahme von verschiedenen Drüsenarten, von mehreren gleichzeitig ablaufenden Prozessen u. dgl. Das Wesentliche ist, daß das Potential einem Stoffwechselvorgang seine Entstehung verdankt.

Die unhaltbare Theorie von ENGELMANN⁶⁾, daß die Hautpotentiale den eingelagerten Muskeln ihren Ursprung verdankten, ist nur der Vollständigkeit halber zu erwähnen. BIEDERMANN⁷⁾ betont die Wichtigkeit des verschiedenen Wassergehalts.

¹⁾ RÖBER, H.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1869, S. 633.

²⁾ REID, E. W. und A. G. TOLPUTT: Journ. of physiol. Bd. 16, S. 203. 1894.

³⁾ Siehe Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. V/I, S. 441.

⁴⁾ WALLER: Kennzeichen des Lebens, S. 126.

⁵⁾ HERMANN, L.: Zitiert auf S. 768.

⁶⁾ ENGELMANN, W.: Zitiert auf S. 768.

⁷⁾ BIEDERMANN, W.: Zitiert auf S. 768.

Im Falle der unmittelbaren Reizung der abgeleiteten Hautstelle durch einen elektrischen Strom sind die Verhältnisse ganz besonders verwickelt, da die Gewebe einerseits elektrische Ladungen aufnehmen, andererseits aber infolge von noch sehr wenig untersuchten Stromwirkungen an ganz eng begrenzten Stellen elektromotorisch wirksam werden (WALLERS Flammströme), und zwar auch solche Gewebe, die gar keine Verwandtschaft mit Drüsen haben, wie z. B. die Augenlinse¹⁾.

B. Neuere Arbeiten über die Haut.

Wie aus den oben referierten Untersuchungen hervorgeht, sind die Angaben der Autoren besonders über die Antwortströme sehr verschieden. Es müssen also irgendwelche, früher nicht genügend beobachtete Einflüsse vorhanden sein. Es ist das Verdienst von GALEOTTI und CHANOT, zuerst systematische Versuche über Zusammensetzung und Konzentration der Elektrodenflüssigkeit in ihrer Wirkung auf das Hautpotential gemacht zu haben. GALEOTTI²⁾ fand, daß der Bestandstrom der Froschhaut, die beiderseits mit Lösungen von den Halogeniden des Natriums und Kaliums abgeleitet wird, bei den Kaliumsalzen keine oder nur sehr geringe Potentiale aufweist. GALEOTTI nahm deshalb an, daß die Haut durchgängig sei für K, Cl, Br und J, daß dagegen Na nur von außen nach innen durchdringen könne. Leitet man die Haut mit $\frac{n}{10}$ -Säuren ab, wie es schon CHANOT³⁾ getan hatte, so zeigt sich bei der Essigsäure „normaler“ einsteigender Bestandstrom; Schwefelsäure und Salzsäure liefern schwankende Ergebnisse, Salzsäure und Salpetersäure drehen den Bestandstrom um. Theoretisch wird angenommen, daß die Haut auch für das H-Ion impermeabel sei, während CHANOT seine Ergebnisse (bei organischen Säuren Verminderung des Bestandstromes mit der Zeit, und zwar desto schneller, je konzentrierter die Säure, und je stärker sie im chemischen Sinne) auf Erregung der Haut durch den Elektrolyten bezogen hatte. Spätere analoge Untersuchungen an der Magenschleimhaut des Frosches⁴⁾ (Alkali- und Erdalkalimetalle mit verschiedenen Anionen) ergaben recht undurchsichtige Resultate; der Bestandstrom war immer einsteigend, aber verschieden stark: am schwächsten bei NaCl, am stärksten bei KCl.

Diese Arbeiten haben den Anstoß zu mehreren anderen gegeben. LESSER⁵⁾ fand, daß bei Ableitung mit 0,6proz. Kochsalzlösung keine Proportionalität zwischen der elektromotorischen Kraft und der absoluten Temperatur besteht, wie man es bei einer Diffusionskette erwarten sollte. Die Stromlosigkeit der Haut bei Ableitung mit Kaliumsalzen ist eher einer toxischen Wirkung des K zuzuschreiben⁶⁾.

ORBELI⁷⁾ hat dann die Konzentration von NaCl und KCl-Lösungen systematisch variiert und durch größere Flüssigkeitsmassen dafür gesorgt, daß die benetzenden Elektrolyte einigermaßen definiert waren. Es kommt nur auf den die äußere Hautfläche benetzenden Elektrolyten an. Ist dieser eine schwache (0,005 bis 0,7%) Kochsalzlösung, so entwickelt die Froschhaut einen einsteigenden Bestandstrom und gibt bei der Nervenreizung einen aussteigenden Antwortstrom. Bei Berührung aber mit Leitungs- und besonders mit destilliertem Wasser entwickelt sich ein aussteigender oder schwach einsteigender Bestandstrom. Der

¹⁾ WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens, S. 74. Berlin 1905.

²⁾ GALEOTTI, G.: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 49, S. 5. 1904; Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 6, S. 99. 1907.

³⁾ CHANOT, M.: Journ. de physiol. et pathol. gén. Bd. 7, S. 804. 1905.

⁴⁾ GALEOTTI, G.: Arch. di fisiol. Bd. 7, S. 413. 1909.

⁵⁾ LESSER, E. J., Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 116, S. 124. 1907.

⁶⁾ Siehe zu dieser Frage auch W. M. BAYLISS: Biochem. Zeitschr. Bd. 8, S. 226. 1908.

⁷⁾ ORBELI, L. A.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 54, S. 329. 1910 (gute Literaturübersicht).

Antwortstrom ist jetzt einsteigend, manchmal mit einem schwachen aussteigenden Vorschlag. Der Übergang des Wasser- in den Kochsalztypus vollzieht sich ungefähr bei 0,003 bis 0,005% NaCl. Die Latenzzeit der Antwort ist temperaturabhängig und beim Wassertypus länger als beim Kochsalztypus.

Bei Berührung mit stärkeren als 0,7proz. NaCl-Lösungen bekommt man Abschwächung des Bestandstromes und des aussteigenden Antwortstromes, der bei 1,0 bis 1,5% wieder einem einsteigenden Antwortstrom Platz macht.

Bei Berührung der äußeren Hautoberfläche mit KCl-Lösungen (0,3 bis 1,0%) entwickelt sich ein schwacher einsteigender Bestandstrom und ein einsteigender Antwortstrom mit aussteigendem Vorschlag. ORBELI nimmt mit HERMANN und BIEDERMANN zwei in der Haut verlaufende Prozesse an, die verschieden beeinflusst werden können.

In der Arbeit von A. SCHWARTZ¹⁾ wurden auch Chloride des Li, Ca, Ba und Mg in $\frac{n}{10}$ -Lösung verwendet, und es wurden außer den Bestand- und

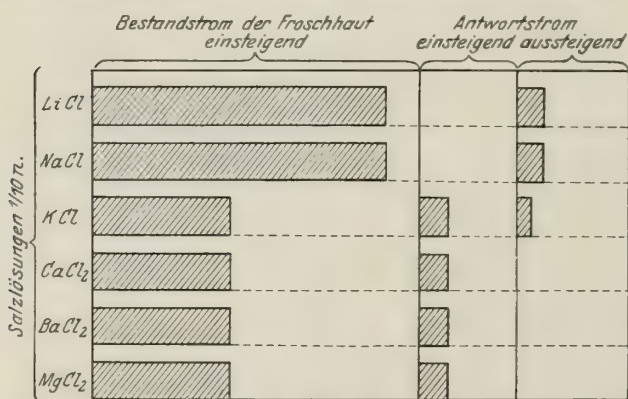


Abb. 195. Abhängigkeit der Stärke und Richtung der Froshautströme von der Beschaffenheit der ableitenden Flüssigkeiten. Die Länge der Rechtecke soll die mittlere Stärke der Ströme bezeichnen, die für jede einzelne Salzlösung bei Untersuchung von jedesmal zehn Präparaten erhalten worden sind.

(Nach A. SCHWARTZ.)

Antwortströmen auch die Veränderungen des Gleichstromwiderstandes geprüft, die eintreten, wenn eine äußere elektromotorische Kraft an das Hautpräparat angelegt und die Nerven durch Induktionsströme gereizt wurden [neurogalvanisches Phänomen = n.-g. Ph.²⁾]. Die sehr regelmäßigen Ergebnisse sind am besten aus der Abb. 195 zu erkennen. Man kann sie etwa so aussprechen: Bestehen starke einsteigende Bestandströme (Li, Na), so sind diejenigen Vorgänge begünstigt, die sich diesen Bestandströmen widersetzen (Antwortstrom ist aussteigend, der gleichgerichtete

Stromzuwachs beim n.-g. Ph. ist gering, der entgegengerichtete groß). Sind aber die Bestandströme gering (Ca, Ba, Mg), so ist es umgekehrt (gleichgerichteter Antwortstrom, der gleichgerichtete Stromzuwachs beim n.-g. Ph. ist größer). K nimmt eine Sonderstellung ein und steht etwa mitten zwischen den beiden Gruppen. Es konnte noch gezeigt werden, daß der Wechselstromwiderstand sich nicht wesentlich änderte; die Stromzuwächse sind deshalb wohl der veränderten Polarisierbarkeit und damit der veränderten Permeabilität der Haut zuzuschreiben³⁾.

In der von den zuletzt angeführten Autoren eingeschlagenen Richtung hat in neuester Zeit UHLENBROCK⁴⁾ weitergearbeitet. UHLENBROCK verwendete außer den schon von SCHWARTZ geprüften Kationen noch das Rubidium, Cäsium und Aluminium und variierte auch die Anionen (Cl, Br, J, SO₄, CH₃COO, NO₃, SCN), von der Frage ausgehend, ob die Wirkung der Anionen,

¹⁾ SCHWARTZ, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 162, S. 547. 1915.

²⁾ Siehe darüber S. 778.

³⁾ Siehe dazu die Erörterungen über den elektrischen Leitungswiderstand in diesem Bande, besonders S. 660, 664, 666, 675 und 693.

⁴⁾ UHLENBROCK, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 82, S. 225. 1924.

wie beim Muskel, den HOFMEISTERSchen Reihen folge. Das war bei den K-Salzen wenigstens angedeutet der Fall, bei den Na-Salzen neigt sie zur Umkehr dieser Reihe. Die Antwortströme bei Hautnervenreizung sind von vielen Faktoren abhängig: von der Richtung des Bestandstromes, der Stärke und Aufeinanderfolge der Reize u. a. m. Das Na und Li nehmen eine Sonderstellung ein insofern, als beide Kationen einen besonders starken einsteigenden Ruhestrom erzeugen, was der Autor nach WERTHEIMER als den Ausdruck der irreziproken Permeabilität für beide Ionen deutet.

UHLENBROCK hat auch Säuren und Basen auf ihre stromerzeugende Wirkung hin geprüft, ferner Nichtelektrolyte (Zucker, Harnstoff, Asparagin) und einige organische Pharmaca (Cocain, Strychnin, Coffein, Muscarin). Die Ergebnisse sind noch nicht auf eine kurze Formel zu bringen. Der Autor schließt sich der GALEOTTI-HÖBER-BERNSTEINSchen Membrantheorie an, nach der die Froschhaut als ein für Ionen mehr oder weniger durchlässiges Sieb anzusehen ist. Seine theoretischen Ausführungen sind ohne Erörterung der an anderer Stelle dieses Handbuchs zur Sprache kommenden neueren Anschauungen über biologische Potentialdifferenzen nicht wiederzugeben, weshalb auf die einschlägigen Kapitel verwiesen werden muß.

IV. Der Konzentrationseffekt an der Haut.

Aus den Arbeiten von ORBELI, SCHWARTZ und UHLENBROCK ist herauszulesen, daß zu bis einer gewissen Grenze mit steigender Konzentration der die Außenfläche der Froschhaut benetzenden Elektrolyten der Bestandstrom stärker einsteigend wird, oder mit anderen Worten, daß Verdünnung der Außenflüssigkeit die Epithelfläche „positiviert“. Analoge Erscheinungen haben LOEB und BEUTNER¹⁾ zuerst an der Froschhaut und an anderen biologischen Objekten beobachtet und als Konzentrationseffekt bezeichnet.

Es ist schon oben kurz erwähnt worden, daß schon DU BOIS-REYMOND und BIEDERMANN Angaben über die Veränderung der Hautpotentiale durch Verdünnung der ableitenden Flüssigkeiten gemacht haben, bei der Froschhaut steigerte Verdünnung die Negativität der Außenfläche. Aus den oben referierten Versuchen von ORBELI geht aber hervor, daß für NaCl und KCl eine gewisse Konzentration existiert, unterhalb welcher der Bestandstrom mit zunehmender Verdünnung schwächer einsteigend oder gar aussteigend wird; hier „positiviert“ also die verdünntere Lösung, der Konzentrationseffekt ist normal. Wird die Grenzkonzentration überschritten, so tritt, wie bei DU BOIS-REYMOND und BIEDERMANN, der umgekehrte Konzentrationseffekt ein.

Ähnliche Versuche mit demselben Ergebnis sind von HASHIDA²⁾ an der lebenden und toten Froschhaut angestellt worden, wobei nicht nur die Alkalichloride, sondern auch andere Anionen (in Verbindung mit Na) in den Kreis der Untersuchung gezogen wurden. Der zeitliche Verlauf der Potentialänderung war oft recht verwickelt. Narkotica in sehr verdünnter NaCl- und KCl-Lösung positivierten die Außenfläche. Der Autor neigt weder zu einer Alterations- noch zu einer Membrantheorie, sondern vermutet hier ein Adsorptionsphänomen.

Analoge Versuche an der menschlichen Haut sind kürzlich von BÜCKING³⁾ mitgeteilt worden, wobei auch mehrwertige Kationen in den Kreis der Untersuchung einbezogen wurden (Chloride von Na, K, Ca, Ce, La, Th). Die eben erwähnte Gesetzmäßigkeit zeigte sich in allen Fällen, und zwar lag der Umschlag-

¹⁾ LOEB, J., u. R. BEUTNER: Biochem. Zeitschr. Bd. 41, S. 1. 1912.

²⁾ HASHIDA, K.: Journ. of biochem. Bd. 1, S. 21, 289. 1922; Bd. 2, S. 43. 1922; Journ. of biophysics Bd. 1, S. XVII. 1923.

³⁾ BÜCKING, W.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 59, S. 448. 1928 (Literatur).

punkt (Übergang des normalen in den umgekehrten Konzentrationseffekt) bei desto niedrigeren Konzentrationen, je höherwertig das Kation (siehe Abb. 196 und 197). Der „umgekehrte Konzentrationseffekt“ ist (beim Rückgang zu niedrigeren Konzentrationen) schlecht reversibel, er ist also wohl als der Ausdruck einer Gewebeschädigung zu deuten.

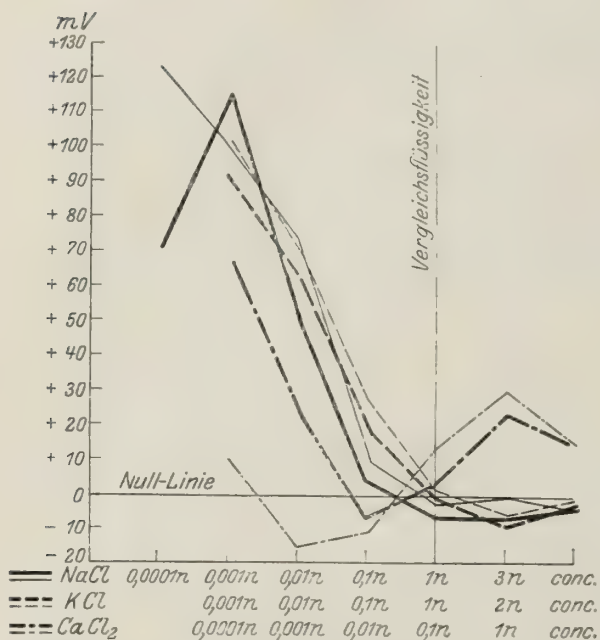


Abb. 196. Versuche mit KCl, NaCl und CaCl_2 ; dick gezeichnet: Versuche von niedrigster Konzentration zu höchster; dünn gezeichnet: Reversibilitätsversuche von höchster Konzentration zu niedrigster. (Nach W. BÜCKING.)

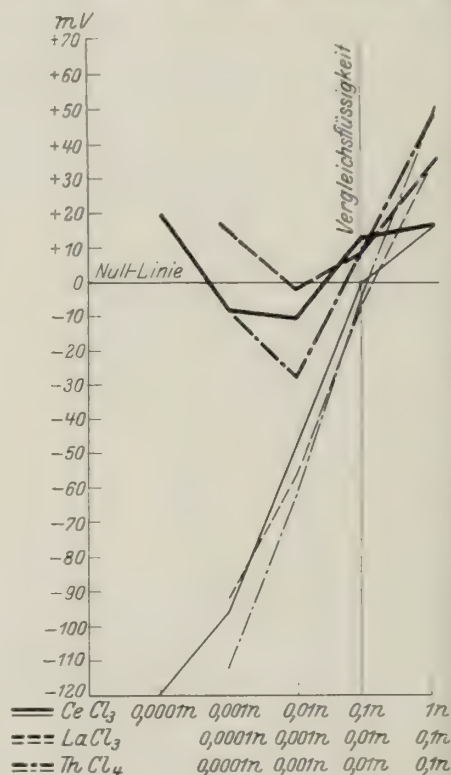


Abb. 197. Versuche mit CeCl_3 , LaCl_3 und ThCl_4 ; dick gezeichnet: Versuche von niedrigster Konzentration zu höchster; dünn gezeichnet: Reversibilitätsversuche von höchster Konzentration zu niedrigster. (Nach W. BÜCKING.)

Theoretisch ist der Konzentrationseffekt noch nicht geklärt. Da ihn nicht nur die BEUTNERSchen Ölketten¹⁾, sondern auch Eiweißmembranen²⁾, ja sogar durch Hitze abgetötete Apfelschalen zeigen³⁾, ist aus ihm nichts auf den Aufbau der Zellen zu schließen. Es ist auch nicht sicher, ob er etwas mit den Drüsenzellen zu tun hat; nach den JOSTschen Versuchen liegt die Annahme nahe, daß an der menschlichen Haut die obersten verhornten Zellen daran beteiligt sind⁴⁾.

C. Große Drüsen.

Die Bestandpotentiale haben wenig Interesse, da man naturgemäß nicht unmittelbar an die Drüsenzellen herankommen kann. Sie werden also von Zufälligkeiten der Ableitung abhängen. BAYLISS und BRADFORD⁵⁾ haben bei den Speicheldrüsen des Hundes die Oberfläche negativ gegen den Hilus gefunden,

¹⁾ BEUTNER, R.: Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben. Stuttgart 1920.

²⁾ HÖBER, R.: Physikal. Chemie d. Zelle u. d. Gewebe. 6. Aufl., S. 713 ff. Leipzig 1926.

³⁾ JOST, L.: Biochem. Zeitschr. Bd. 179, S. 400. 1926.

⁴⁾ Siehe auch H. REIN: Zeitschr. f. Biol. Bd. 85, S. 195. 1926 (Menschenhaut, KCl).

⁵⁾ BAYLISS, W. M., u. J. R. BRADFORD: Journ. of physiol. Bd. 6, S. 8. 1885.

während die Katze die umgekehrte Spannungsverteilung aufwies. Besser definiert sind die Antwortpotentiale. Verwickelt wird die Sache dadurch, daß die Speicheldrüsen doppelt innerviert sind, und daß sich Richtung und Typus (Ein- oder Mehrphasigkeit) der elektrischen Antwort bei wiederholter Reizung ändern. So sehen die eben genannten Autoren bei Chordareizung die Oberfläche der Submaxillaris des Hundes oft noch negativer, der gleichen Drüse der Katze aber noch positiver werden; bei der Reizung des Halssympathicus war es oft umgekehrt, und es wurde manchmal Dreiphasigkeit beobachtet.

CANNON und CATTELL¹⁾ leiten einerseits von der Submaxillaris der Katze, andererseits von der benachbarten Fascie ab, und sehen bei Nervenreizung die Drüse meistens negativ werden. Die elektrischen Erscheinungen, die auch bei Abklemmung des Ganges und bei Anämie nicht verschwinden, beginnen vor dem sichtbaren Speichelaustritt. Atropin hebt (wie bei BAYLISS und BRADFORD) die Reizbarkeit vom Sympathicus aus auf, Pilocarpin die von der Chorda aus.

Bach RABL²⁾ aber nimmt die Negativität der Drüsenoberfläche gegen den Hilus (Submaxillaris des Hundes) bei Lingualisreizung zuerst zu, dann ab, dann wieder zu³⁾.

Es macht also durchaus den Eindruck, als ob mindestens zwei elektrische Vorgänge von entgegengesetztem Vorzeichen gleichzeitig ablaufen, deren Latenzzeit und Beeinflussbarkeit durch innere und äußere Faktoren verschieden ist. Im Sinne der HÖBER-BERNSTEINSchen Membrantheorie, auf die einzugehen hier nicht der Ort ist, wird man einerseits an Verbesserung der Durchlässigkeit der Zellgrenzen bei der Erregung („die Zellgrenzen bekommen bei der Tätigkeit ein Loch“), andererseits an die Entstehung von Potentialen bei der Verschiebung von Elektrolyten längs geladener Flächen denken. Daß Abklemmen des Ganges die elektrischen Erscheinungen im großen ganzen ungeändert läßt, beweist nichts gegen diese Auffassung, weil das die Flüssigkeitsverschiebung in feinen Spalten nicht wesentlich zu hindern braucht⁴⁾.

Von den in folgenden Kapiteln beschriebenen, innerlich miteinander verwandten Erscheinungen gehört ein Teil gleichfalls zu den Antwortströmen des Gesamtkörpers, während der Rest besser zu den Widerstands- und Polarisationsphänomenen⁵⁾ zu rechnen ist. Wir wollen hier beide Teile im Zusammenhang besprechen unter dem Titel

D. Der galvanische Hautreflex.

Im Jahre 1890 teilte TARCHANOFF⁶⁾ folgende Beobachtungen mit: Wenn man zwei Hautstellen eines Menschen mittels unpolarisierbarer Elektroden zu einem sehr empfindlichen Galvanometer ableitet, den etwa vorhandenen Ruhestrom kompensiert und dann die Versuchsperson in irgendeiner Weise reizt (Berührung, Licht, Schall) oder sie geistig beschäftigt oder einen Affekt bei ihr hervorruft, so zeigt das Galvanometer Ausschläge, besonders stark dann, wenn die eine der beiden Ableitungsstellen in der Handfläche, der Fußsohle oder der Achselhöhle liegt. Der Strom ist bestenfalls von der Größenordnung des Ruhestroms eines Froschischiadicus, hat eine Latenzzeit von mehreren Sekunden und eine ziemlich

¹⁾ CANNON, W. B., u. M. CATTELL: Americ. journ. of physiol. Bd. 41, S. 39. 1916.

²⁾ RABL, C.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 76, S. 289. 1922 (Literatur).

³⁾ Einschlägige Mitteilungen macht auch T. GAYDA: Arch. di scienze biol. Bd. 6, S. 34. 1924.

⁴⁾ Siehe dazu S. 783.

⁵⁾ Siehe die ausführliche Besprechung dieser Erscheinungen S. 657 ff. dieses Bandes.

⁶⁾ TARCHANOFF, J.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 46, S. 46. 1890.

lange Dauer. Es ist immer so gerichtet, daß die drüsenreichere Hautstelle negativ wird.

TARCHANOFF folgerte aus seinen Beobachtungen, daß es sich hier um Sekretionsströme der Hautdrüsen handele. Aus dem DU BOISSchen Willkürversuch hatte HERMANN geschlossen¹⁾, daß bei willkürlicher Bewegung die Hautdrüsen des betreffenden Gliedes mitinnerviert werden; aus den TARCHANOFFschen Versuchen ging dann hervor, daß eine Innervation der Drüsen gewisser Hautstellen auch mit anderweitiger Tätigkeit des Zentralnervensystems vergesellschaftet ist, selbst wenn die den Ableitungsstellen nahen Muskeln in Ruhe bleiben.

In der Folgezeit ist wenig über das TARCHANOFFsche Phänomen mitgeteilt worden. Es wären hier zu erwähnen die Arbeiten von STICKER²⁾, GREGOR und LOEWE³⁾, PHILIPPSON und MENZERATH⁴⁾, EINTHOVEN und ROOS⁵⁾, GILDEMEISTER⁶⁾, BUJAS⁷⁾. Doch wollen wir zuerst eine andere Form des galvanischen Hautreflexes erwähnen, die unter dem Namen des psychogalvanischen Reflexes oder des VERAGUTHschen Phänomens bekannt ist.

Wird eine Stromquelle (gewöhnlich von 1–2 Volt Spannung) zwischen Körper und Galvanometer eingeschaltet, so entsteht ein Dauerstrom, der den in dem Kapitel über den elektrischen Leitungswiderstand (S. 658ff.) beschriebenen Regeln folgt. Sind die abgeleiteten Hautstellen, wie üblich, die Handflächen, so nimmt er allmählich an Stärke ab⁸⁾, wofür sich der Ausdruck „Ruhekurve“ eingebürgert hat.

Nun haben 1904 MÜLLER und VERAGUTH gefunden⁹⁾, daß dieser Strom unter den oben angeführten Umständen (bei Reizung eines Sinnesorgans und bei Affekten) einen positiven Zuwachs erfährt, der sich in bezug auf Latenzzeit und Dauer genau so verhält wie die Hautsekretionsströme, aber beträchtlich stärker ist, so daß schon ein Galvanometer mäßiger Empfindlichkeit ihn erkennen läßt. Hierfür hat VERAGUTH¹⁰⁾ den Ausdruck „psycho-galvanischer Reflex“ geschaffen. Wenn, wie von klinischer Seite geschehen ist, mehrfach die TARCHANOFFsche Anordnung (keine äußere Stromquelle), aber mit polarisierbaren und ungleichartigen Elektroden, benutzt wird, so wird dadurch natürlich auch eine freilich schlecht kontrollierbare Stromquelle eingeführt; wir haben es dann eigentlich auch mit der MÜLLER-VERAGUTHschen Versuchsanordnung zu tun.

Zur Unterscheidung wollen wir das TARCHANOFFsche Phänomen *den galvanischen Hautreflex (gHR) ohne Hilfsstrom*, das VERAGUTHsche *den gHR mit Hilfsstrom* nennen¹¹⁾.

a) Der gHR ohne Hilfsstrom (TARCHANOFF).

Zuerst erhebt sich die Frage, an welche Organe er gebunden ist. Die Tatsache, daß jedesmal die an Drüsen reichere Hautstelle stärker negativ [nach WALLER zinkartig] wird, spricht für eine Beteiligung der Hautdrüsen, in erster

¹⁾ Siehe S. 767.

²⁾ STICKER, G.: Wien. klin. Rundschau, 9. Jg., S. 497 u. 514. 1897.

³⁾ GREGOR, A. u. S. LOEWE: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 12, S. 411. 1912 (Literatur).

⁴⁾ PHILIPPSON, M. u. P. MENZERATH: Bull. de l'acad. roy. de Belgique, Cl. des sciences 1913. S. 378.

⁵⁾ EINTHOVEN, W. u. J. ROOS: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 189, S. 126. 1921.

⁶⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 278. 1923.

⁷⁾ BUJAS, R.: Ber. über d. 7. Kongr. f. exp. Psych. in Marburg 1921. S. 107.

⁸⁾ Siehe S. 659.

⁹⁾ Eine alte, seinerzeit nicht beachtete Angabe darüber stammt von FÉRÉ: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 8. Sér. 5. 1888.

¹⁰⁾ VERAGUTH, O.: Das psychogalvanische Reflexphänomen. Berlin 1909.

¹¹⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 432. 1922. — FOÀ u. PESERICO (Arch. di fisiol. Bd. 21, S. 119. 1923) sprechen von neurogalvanischem Reflex.

Linie wohl der Schweißdrüsen. Jedoch fehlt der Beweis, der wohl nur an Versuchspersonen mit angeborenem Schweißdrüsenmangel zu führen wäre, daß andere Hautzellen unbeteiligt sind. Vergiftungsversuche, z. B. mit Atropin, sind nicht beweisend, da die Grenzen der Wirksamkeit dieses Pharmakons nicht bekannt sind.

Nach PHILIPPSON und MENZERATH¹⁾ können sich unter Umständen auch Potentiale geltend machen, die durch Hautdehnung verursacht sind. BUJAS²⁾ spricht von thermo-elektrischen Kräften³⁾. Die stärkere Mitbeteiligung von Gefäßströmen ist unwahrscheinlich (siehe S. 782, Anm. 3).

Werden zwei symmetrische Hautstellen (symmetrisch nicht nur in anatomischer, sondern auch in physiologischer Beziehung) abgeleitet, so ist es klar, daß im Registrierinstrument kein Strom auftreten kann, weil ja nach Voraussetzung die Potentialschwankungen beiderseits gleichartig sind. Die physiologische Symmetrie wird nicht immer vorhanden sein, insbesondere sind kleine Unterschiede hinsichtlich Temperatur, Elektrolytgehalt usw. schwer zu vermeiden. Es ist deshalb verständlich, daß der gHR dann bald zu beobachten ist, bald fehlt. EINTHOVEN und ROOS⁴⁾ legen dieser Tatsache eine große Bedeutung bei; sie nennen das Phänomen, wie schon früher GREGOR und LOEWE⁵⁾, den E-Effekt.

Enthalten die Ableitungselektroden verdünnte Kochsalzlösung, so ändert sich, soweit bis jetzt bekannt, zuerst die wärmere Stelle, und zwar wird sie negativ (zinkartig). Die Latenzzeit ist lang, mindestens eine Sekunde, sehr stark von der Temperatur abhängig und gleicht der Latenzzeit des unter denselben Umständen registrierten gHR mit Hilfsstrom⁶⁾. Näheres darüber siehe unten bei der Besprechung des VERAGUTHschen Phänomens. Über den zeitlichen Verlauf sagen nur Versuche mit schnellen Registrierinstrumenten etwas Sicheres aus⁷⁾; mehrfach ist Mehrphasigkeit beschrieben worden. Ein genaueres Studium wird dadurch erschwert, daß bisher immer zwei elektrisch veränderliche Hautstellen gleichzeitig abgeleitet worden sind. Versuche, bei denen eine Stelle der Oberhaut und eine Neutralstelle (Narbe, Unterhautzellgewebe, vielleicht auch Schleimhaut) abgeleitet werden, werden darüber Aufklärung bringen, ob die besagte Mehrphasigkeit nicht einfach der Superposition zweier einfacher Vorgänge zuzuschreiben ist⁸⁾.

Über die (vermutlich bestehende) Abhängigkeit der Potentialschwankungen von Art und Konzentration der benetzenden Elektrolyten ist noch nichts Sicheres bekannt⁹⁾; Versuche darüber sind im Leipziger Institut im Gange¹⁰⁾.

b) Der gHR mit Hilfsstrom (das VERAGUTHsche Phänomen).

Wie oben erwähnt, handelt es sich dabei um die Zunahme eines durch den Körper geleiteten Gleichstromes, die mit einer Latenzzeit von einer bis zu mehre-

¹⁾ PHILIPPSON, M. u. P. MENZERATH: Zitiert auf S. 776.

²⁾ BUJAS, R.: Zitiert auf S. 776.

³⁾ Das wird schon von F. PETERSON u. E. W. SCRIPTURE (Münch. med. Wochenschr. 1909, S. 2476) erörtert, aber abgelehnt.

⁴⁾ EINTHOVEN, W. u. J. ROOS: Zitiert auf S. 776.

⁵⁾ GREGOR, A. u. S. LOEWE: Zitiert auf S. 776.

⁶⁾ GILDEMEISTER, M. u. J. ELLINGHAUS: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 262. 1923. Daraus lassen sich wichtige theoretische Folgerungen bezüglich der Innervation ziehen.

⁷⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 254. 1923.

⁸⁾ Siehe darüber unten S. 783.

⁹⁾ Einige Hinweise darauf bei A. KOHLRAUSCH: Ronas Ber. Bd. 32, S. 695. 1925.

¹⁰⁾ STICKER macht a. a. O. noch zahlreiche Angaben über das TARCHANOFFsche Phänomen, z. B. bezüglich Temperatur, Analgesie u. a. m., jedoch in so kurzer Form, daß dieser Hinweis genügen muß.

ren Sekunden eintritt, wenn die Versuchsperson durch starkes Licht, Schall, von der Haut aus od. dgl. gereizt wird, oder wenn in ihr in irgendeiner Weise, durch Wort oder Schrift, ein Affekt erregt wird. Jedoch treten dieselben physiologischen und physikalischen Folgen auch ein, wenn die Versuchsperson hustet, niest oder preßt oder sich selbst einen Schmerz zufügt, beispielsweise auf die Lippe beißt. Über dieses Thema liegen zahlreiche Untersuchungen vor, von denen hier nur die physiologisch wichtigen erwähnt werden sollen¹⁾.

1. *Vorkommen in der Tierreihe.* Schon VERAGUTH²⁾ hat angegeben, daß das Phänomen außer beim Menschen bei Hunden³⁾, Katzen und Kröten auftritt; SCHWARTZ⁴⁾ fand es beim Frosch, was in der Folgezeit oft bestätigt worden ist, ERBS⁵⁾ beim Pferde, V. J. MÜLLER⁶⁾ beim Affen. Nach den Befunden des nächsten Absatzes sind weitere Untersuchungen an drüsenreichen Tieren (Rüssel des Schweines, Maul des Wiederkäuers) aussichtsreich.

2. *Anatomisches.* Schon aus der Tatsache, daß bei Katzen und jungen Hunden nur die drüsenreichen Pfotenballen zur Demonstration des gHR geeignet sind, schloß VERAGUTH, daß die Hautdrüsen die vorwiegend beteiligten Organe sind. Bei den Säugetieren wird es sich dabei um die Schweißdrüsen, bei den Amphibien um die Schleim- und Giftdrüsen handeln. Im Einklang mit dieser Auffassung hat LEVA⁷⁾ gefunden, daß beim Menschen die Intensität des Phänomens der Dichtigkeit der Schweißdrüsen parallel geht; an erster Stelle stehen Handflächen und Fußsohlen; dann kommen Achselhöhlen und Stirn und dann erst im großen Abstand die übrigen Teile der Körperoberfläche. Über die mögliche Mitbeteiligung anderer Hautzellen gilt auch hier die Bemerkung S. 766.

Quergestreifte Muskeln sind nicht beteiligt, denn das Phänomen zeigt sich auch an Tieren bei leichter Curarisierung in voller Stärke [A. SCHWARTZ⁸⁾]. Es ist ausschließlich an die Haut gebunden, denn es fehlt, wenn man die Elektroden unter die Haut führt (VERAGUTH) oder die abgeleitete Hautstelle durch einen Ringschnitt von der Umgebung isoliert [FAUVILLE⁹⁾]. Der Füllungszustand der Blutgefäße (ESMARCHsche Blutleere, VERAGUTH) ist anscheinend ohne wesentliche Bedeutung, woraus auch folgt, daß es sich nicht einfach um eine Widerstandsverminderung infolge besserer Durchblutung handelt. Für die Beteiligung der Aktionsströme von Blutgefäßen der Haut liegen keine Beweise vor.

3. *Bahnen:* Die zentripetalen Bahnen des Reflexes sind die afferenten Nerven (VERAGUTH). Die zentrifugalen Bahnen sind nur zum Teil bekannt. Man wird von vornherein vermuten, daß es die sympathischen Haut- und Drüsenerven sind. SCHILF und SCHUBERTH¹⁰⁾ haben diese Frage beim Frosch für die Hinterbeine experimentell bearbeitet. Systematische Durchschneidungs- und Reizversuche zeigten, daß die Bahn vom Gehirn durch das Rückenmark bis etwa zum

¹⁾ Ein analoges Phänomen tritt auf, wenn der efferente Nerv direkt gereizt wird (neurogalvanisches Phänomen). Wir haben es schon mehrfach erwähnt (S. 664 u. 772). Methodisch hat es Bedeutung als Mittel zur Erforschung der Eigenschaften und des Verlaufes sympathischer Bahnen.

²⁾ VERAGUTH: Zitiert auf S. 776.

³⁾ Nach Y. HARA (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 288. 1922) sind nur junge Hunde (Pfotenballen!) geeignet, und auch nicht immer. Katzen geben von den Pfoten aus fast immer gute Ausschläge.

⁴⁾ SCHWARTZ, A.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 27, S. 734. 1913.

⁵⁾ ERBS, W.: Inaug.-Diss. Tierärztl. Hochschule Berlin 1920.

⁶⁾ MÜLLER, V. J.: Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 33, S. 235. 1913.

⁷⁾ LEVA, J.: Münch. med. Wochenschr. Nr. 43, 1913.

⁸⁾ SCHWARTZ, A.: Zitiert Anm. 4. Das ist oft bestätigt worden.

⁹⁾ FAUVILLE, A.: Arch. internat. de physiol. Bd. 16, S. 58. 1921.

¹⁰⁾ SCHILF, E. u. A. SCHUBERTH: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 75. 1922. Es wurde teilweise das neurogalvanische Phänomen verwendet.

4. Wirbel verläuft, dann in den Grenzstrang übertritt und sich dann dem N. ischiadicus anschließt. Das stimmt im großen und ganzen mit dem überein, was man vom Verlauf der Hautdrüsenbahnen weiß¹⁾. Am Menschen treten die Bahnen für die Arme aus dem Rückenmark nicht mit den cerebrospinalen Nerven des Armes aus, sondern bei einem tieferen Niveau über die sympathischen Nerven, die vor dem Anschluß an die peripheren Nerven erst ein Stück im Grenzstrang verlaufen. Das konnte DENNIG²⁾ an einem Rückenmarkverletzten zeigen.

4. Zentren: Es sind mehrere Versuche gemacht worden, um die am gHR. beteiligten Gehirn- und Rückenmarksteile zu ermitteln; einiges über das Rückenmark ist schon im vorigen Abschnitt gesagt worden. Nach FAUVILLE reagiert auch ein decerebrierter Frosch; SCHILF und SCHUBERTH geben an, daß bei demselben Tier diese Reaktion ausbleibt, wenn die Medulla oblongata verletzt ist und die höheren Gehirnteile entfernt werden [einmal jedoch sahen sie den Reflex auch nach Verletzung der Medulla³⁾]. Nach FOÀ und PESERICO⁴⁾ bleibt bei der Katze das Phänomen bestehen nach Durchschneidung der Vierhügelregion, ebenso, wenn unter Schonung von Pons und Bulbus Kleinhirn und Vierhügel entfernt sind; in Pons und Bulbus vermuten sie deshalb beteiligte Centra. DENNIG dagegen vermißte bei der Katze den Reflex nach Decerebrierung, d. h. Durchtrennung in der Vierhügelregion, sah ihn jedoch nach Herausnahme der Großhirnhemisphären. Bemerkenswert ist, daß er im Gegensatz zu FOÀ und PESERICO die Tiere curarisiert hatte. HARA⁵⁾ hinwiederum erhielt trotz Decerebrierung ein positives Ergebnis.

Beim Menschen ist wenig bekannt. Wie LEVA angibt, war bei einem Patienten mit hoher Durchtrennung des Rückenmarkes kein Reflex von den Händen oder Beinen zu erzielen, so daß anscheinend auch hier höhere Teile des Zentralnervensystems mitwirken. Nach VERAGUTH und BRUNSCHWEILER⁶⁾ zeigen Kriegsverletzte mit Schädigung der Körperfühlssphäre (zentral bedingter Anästhesie) in dieser Hinsicht keine Abweichungen von Normalen; danach wäre es also unnötig, daß es zu einer bewußten Empfindung käme. Nach mehreren Autoren ist, was in diesen Zusammenhang von Wichtigkeit ist, Auslösung des Reflexes von hysterisch-anästhetischen Stellen aus möglich; ebenso verhalten sich Versuchspersonen mit hypnotisch suggerierter Anästhesie [GEORGI⁷⁾, PEIPER⁸⁾]. Es mag hier noch erwähnt werden, daß der Reflex nicht willkürlich verkleinert oder unterdrückt werden kann⁹⁾. Im tiefsten Schlaf fehlt er [PEIPER⁸⁾].

Analog den Befunden beim Frosch und bei der Katze wird man also die Verbindungsbrücke zwischen der zentripetalen Bahn und dem vegetativen System zwischen Medulla und Großhirn, diese beiden Organe ausgeschlossen,

¹⁾ Kurze Angaben über die Katze siehe bei E. SCHILF: Klin. Wochenschr. Jg. 2. S. 506. 1922 (nach Versuchen von HARA). — Weitere Literatur siehe bei SCHILF u. SCHUBERTH: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 195, S. 75. 1922. — LANGLEY, J. N.: Das autonome Nervensystem. Berlin 1922. — MÜLLER, L. R.: Die Lebensnerven. Berlin 1924. — SCHILF, E.: Das autonome Nervensystem. Leipzig 1926.

²⁾ DENNIG, H.: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 92, S. 373. 1924.

³⁾ Auch SAKAMOTO: Journ. of biophysics Bd. 1, S. 121. 1924) hatte manchmal positive Ergebnisse nach Verletzung der Medulla.

⁴⁾ FOÀ u. PESERICO: Zitiert auf S. 776, Anm. 11.

⁵⁾ HARA, Y. (persönliche Mitteilung).

⁶⁾ VERAGUTH, O. u. BRUNSCHWEILER: Les suites tardives des blessures de guerre. Zitiert bei A. PEIPER: Jahrb. f. Kinderheilk. Bd. 107, S. 139 u. 191

⁷⁾ GEORGI, F.: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 62, S. 571. 1921 (Mitteilung über ein Kind ohne Schweißdrüsen, dem der gHR fehlt).

⁸⁾ PEIPER: Jahrb. f. Kinderheilk. Bd. 107, S. 139.

⁹⁾ Literatur bei GRÜNBAUM, A. A.: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 5, S. 1. 1920 (gutes Sammelreferat, betrifft auch klinische Fragen). Siehe auch die in Anm. 8 zitierte Arbeit von PEIPER.

suchen müssen; Genauerer ist vorläufig nicht zu sagen. Die Frage ist wichtig genug, um die Aufmerksamkeit der Physiologen und Kliniker zu verdienen. Operationen am Rückenmark (Lumbalanästhesie) könnten Aufschlüsse über die Bahnen geben.

Wie schon oben erwähnt, braucht man dabei nach dem heutigen Stande der Kenntnisse auf Größe oder Kleinheit der elektrischen Schwankung keinen besonderen Wert zu legen, sondern die Hauptfrage ist, ob sie, bei oft aber in nicht zu kurzen Abständen wiederholten Versuchen, in der Mehrzahl der Fälle da ist oder fehlt, wobei sicher positive Ergebnisse höher zu bewerten sind als negative.

5. *Pharmakologisches.* Schwache Curarisierung (s. o. S. 778) läßt den Reflex bestehen [beim Frosch SCHWARTZ, FAUVILLE, KOHLRAUSCH und SCHILF¹), SCHILF und SCHUBERTH; bei der Katze HARA, DENNIG), was ein guter Beweis dafür ist, daß die quergestreifte Muskulatur nicht daran beteiligt ist, und andererseits die Theorie, daß dieses Gift in nicht zu großen Dosen die zentripetalen Bahnen und die Zentren selbst nicht lähmt, aufs neue bestätigt.

Atropin schwächt den Reflex in kleinen Dosen, unterdrückt ihn in großen [FAUVILLE beim Frosch, FOÀ und PESERICO bei der Katze, VERAGUTH, LEVA beim Menschen²)].

Pilocarpin wirkt beim Frosch nicht deutlich, stört bei der Katze in großen Dosen (FOÀ und PESERICO).

Kaffee scheint die Latenzzeit zu verkürzen [M. GILDEMEISTER³)].

Narkotica wirken hemmend (VERAGUTH); sogar Urethan in therapeutischer Dosis [bei Kindern, PEIPER⁴)].

6. *Physikalische und chemische Einflüsse.* Daß die Größe der beobachtenden Galvanometerschwankungen von der Versuchsanordnung (Größe der Elektroden, benetzende Flüssigkeit, Spannung der Stromquelle, Empfindlichkeit des Galvanometers u. a. m.) abhängig ist, bedarf keiner Erörterung⁵). Es ist deshalb zweckmäßig, die Ausschläge des Registrierinstrumentes entweder als Widerstandsschwankungen in Ohm oder als Spannungsschwankungen in Volt zu berechnen oder zu eichen, sofern man überhaupt quantitative Angaben machen will. Ferner ist die Verzerrung des Stromverlaufes durch zu langsame Registrierinstrumente zu beachten⁶).

Sehr beträchtlich ist der Einfluß der Hauttemperatur auf die Größe und mehr noch auf den zeitlichen Verlauf des Reflexes³). So beträgt z. B. die Latenzzeit an der menschlichen Hand bei einer Elektrodentemperatur von 5° etwa 3,5 Sekunden, bei 45° 1,4 Sekunden, die Gipfelzeit (Zeit bis zum größten Ausschlag) 10 bzw. 1,5 Sekunden. Theoretische Folgerungen daraus s. S. 781.

Nach Analogie der oben (S. 772) referierten Versuche an der Froschhaut ist anzunehmen, daß auch die Art und Konzentration des benetzenden Elektrolyten nicht gleichgültig sein wird, jedoch fehlt es an Untersuchungen darüber.

7. *Lebensalter.* Darüber hat PEIPER⁴) eine wichtige Untersuchung veröffentlicht. Beim menschlichen Säugling fehlt der Reflex, wahrscheinlich weil der Sympathicus gegenüber dem Parasympathicus zurücktritt; er erscheint erst gegen Ende des ersten Lebensjahres.

¹) KOHLRAUSCH, A. u. E. SCHILF: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 326. 1922.

²) Manchmal sieht man beim Menschen keine Wirkung des Atropins (WALLER, A. D. u. R. MARKBREITER: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B Bd. 91. 1919/20).

³) GILDEMEISTER, M. u. J. ELLINGHAUS: Zitiert auf S. 777, Anm. 6.

⁴) PEIPER, A.: a. a. O. S. 779, Anm. 8.

⁵) Lesenswerte Betrachtungen darüber bei W. W. SMITH: Brit. journ. of psych., gen. sect. Bd. 12, S. 282. 1921. Referat darüber in Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 12, S. 515.

⁶) GILDEMEISTER, M.: Zitiert auf S. 777, Anm. 7.

Was die Größe der angelegten elektrischen Spannung und damit des „Grundstromes“ anbetrifft, dessen Zunahme ja den Reflex darstellt, so ist zu sagen, daß gewöhnlich 1—2 Volt zur Anwendung kommen, so daß im allgemeinen im Ruhestand die Elektroden gegeneinander eine Spannung von 500—2000 Millivolt haben und ein Ruhestrom von weniger als ein Milliampere entsteht. Die Spannungsschwankung des Reflexes beträgt dann gewöhnlich einige bis einige Dutzend Millivolt, die Widerstandsschwankung bis zu einigen 100 Ohm. Steigert man die angelegte Spannung, so nehmen die Galvanometerauslässe zu. Genauer über die hierbei vorliegenden Beziehungen ist aus der Arbeit von CHOU SUNG-SHENG und LEHMANN¹⁾ zu ersehen. Verringerung der Spannung hingegen bis zu einigen Millivolt führt zu vorläufig noch theoretisch schwer übersehbaren Interferenzen zwischen dem VERAGUTHschen Phänomen und den Aktionsströmen der Haut²⁾.

8. *Zeitliche Verhältnisse.* Über die Länge der Latenz- und Gipfelzeiten und ihre Abhängigkeit von der Temperatur ist schon oben gesprochen worden. Daß die Latenzzeit unter den üblichen Versuchsbedingungen sehr lang ist, hat schon VERAGUTH angegeben, und in der klinischen und physiologischen Literatur finden sich mancherlei Angaben darüber. Jedoch sind diese zum Teil mit Vorsicht aufzunehmen, da träge Registrierinstrumente die zeitlichen Verhältnisse sehr fälschen, weshalb zu genaueren Untersuchungen nur Seitengalvanometer, Oszillographen und ähnliche Registrierinstrumente verwendet werden sollten³⁾.

Von Wichtigkeit ist die Frage, welchem Teil der Bahn die Verzögerung des Beginns zuzuschreiben ist. GILDEMEISTER und ELLINGHAUS kommen auf Grund ihrer Temperaturversuche⁴⁾ zu folgendem Schluß: die lange Latenzzeit der gHR des Menschen beruht im wesentlichen auf dem Ablauf an Vorgängen an folgenden Stellen: Centra 1,0 Sekunde, efferente sympathische Bahn 0,15 Sekunden, Verbindungsstelle von Nerv und Hautzelle (Synapse) und Latenzzeit der reagierenden Zellen selbst zusammen 0,4 bis mehrere Sekunden, je nach der Hauttemperatur. Diese Zahlen sollen nur die Größenordnung festlegen.

9. *Theoretisches.* Wenn wir von psychologischen und klinischen Fragen absehen, die mangels Klärung der physiologischen Grundlagen noch ganz ungelöst sind, so sind noch zwei Punkte zu erörtern.

Erstens: was geht in den Hautzellen beim gHR vor? Die nächstliegende Annahme ist die, daß infolge eines sympathischen Impulses ein gutleitendes Stoffwechselprodukt, z. B. Schweiß, gebildet wird, wodurch dem elektrischen Strome neue Bahnen geboten werden. Dieses Produkt müßte dann nach einigen Sekunden wieder entfernt werden. Oder man könnte annehmen, daß in der Haut ein Aktionsstrom entsteht, dessen Richtung dem durchgeleiteten Strome gleich ist, so daß dieser verstärkt wird. Es wäre dann das VERAGUTHsche Phänomen dem TARCHANOFFschen wesensgleich. Schließlich legen die Erfahrungen über die starke Polarisierbarkeit tierischer Gewebe die Hypothese nahe, die durch den Hilfsstrom geweckten polarisatorischen Gegenkräfte erlahmten vorübergehend infolge des sympathischen Impulses.

Es handelt sich also im Grunde um die Alternative: ändert sich in der Haut der Widerstand oder die elektromotorische Kraft? Wie an anderer Stelle dieses

¹⁾ CHOU SUNG-SHENG u. H. LEHMANN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 437. 1922.

²⁾ KOHLRAUSCH, A. (Rostocker Physiologenkongreß 1925): Ronas Ber. üb. d. ges. Physiol. Bd. 32, S. 695. 1925 (Frosch). — SONTOWSKI, F.: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, H. 8. 1926. Darauf beruht wohl auch der mehrfach beschriebene, umgekehrt gerichtete „Vorschlag“.

³⁾ Siehe oben S. 777 Anm. 7.

⁴⁾ GILDEMEISTER u. ELLINGHAUS: Zitiert auf S. 777.

Handbuches (S.669) auseinandergesetzt, ist diese Frage nur zu entscheiden durch Verwendung veränderlicher Meßströme. Auch an den Enden eines Widerstandes entsteht nach dem Ohmschen Gesetz eine elektromotorische Kraft, die sich aber von den EMKK im engeren Sinne dadurch unterscheidet, daß sie sofort mit dem Meßstrom verschwindet, während die letzteren ihn überdauert, wenigstens teilweise.

Die Stoffwechsel-(Sekret-)theorie ist von vielen Autoren vertreten worden und wird immer noch vertreten. Die Aktionsstromtheorie läßt sich leicht widerlegen mit dem Hinweise, daß Aktionsströme, die mit einem zugeleiteten Strom ihre Richtung ändern und Werte bis zu mehreren zehntel Volt erreichen können, bisher nicht bekannt sind¹⁾. Die Polarisierungstheorie ist zuerst von ZANGGER und seinen Schülern MÜLLER und AEBLY²⁾ angedeutet, dann von GILDEMEISTER genauer formuliert und durch Versuche gestützt worden. Man kann während des Ablaufes des gHR den Wechselstromwiderstand messen, ausgehend von der physikalischen Erfahrung, das einseitig gerichtete EMKK sich bei der Wechselstrommessung nicht geltend machen. Mit ziemlich verwickelter Methodik (reine Sinusströme, hoher Frequenz, Detektor) wurden solche Versuche von GILDEMEISTER¹⁾ angestellt, und dabei ergab es sich mit voller Deutlichkeit, daß sich der OHMSche Widerstand der Haut beim gHR nicht merklich ändert, wodurch die Sekrettheorie sehr unwahrscheinlich geworden ist, d. h. insofern, als das etwa gebildete Sekret nicht die unmittelbare Ursache der besseren Leitfähigkeit ist. Da, wie schon bemerkt, die Aktionsstromtheorie von vornherein ausscheidet, bleibt nur die durch viele andere Befunde am tierischen Körper gestützte Polarisierungstheorie übrig. Der gHR mit Hilfsstrom, das VERAGUTHsche Phänomen, ist also, physiko-chemisch betrachtet, bedingt durch eine auf Nervenimpuls ablaufende reversible Verminderung der Polarisierbarkeit der Hautzellen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um Veränderungen der Grenzflächen dieser Zellen³⁾.

Für diese Auffassung sprechen schon einige Versuche von H. MÜLLER²⁾. Durchströmt man nämlich die Haut, unterbricht den polarisierenden Strom und leitet schnell zu einem Galvanometer ab, so zeigt sich ein Polarisationsstrom. Dieser ist während eines gHR vermindert, was gleichfalls im Sinne obiger Theorie gedeutet werden kann. Ähnlich sind die Befunde von SAKAMOTO⁴⁾ am Frosch; dieser Autor kommt zu dem Schluß, daß sich die Polarisationskapazität verändert, und zwar vergrößert⁵⁾.

Eine weitere Frage, die in den letzten Jahren mehrfach bearbeitet worden ist, ist die nach dem Zusammenhang des gHR mit anderen Tätigkeitsäußerungen des vegetativen Systems. GILDEMEISTER⁶⁾ hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß gleichzeitig mit dem gHR auch andere vegetativ innervierte Organe

¹⁾ GILDEMEISTER, M.: Münch. med. Wochenschr. 1913, Nr. 43; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 162, S. 489. 1915 (Literatur).

²⁾ MÜLLER, H.: Inaug.-Dissert. med. Fak. Zürich 1909. — AEBLY: Inaug.-Dissert. med. Fak. Zürich 1910.

³⁾ Über die Polarisierbarkeit der Haut siehe dieses Handbuch S. 682 ff. — Geringe Änderungen des Wirkwiderstandes sind zweifellos hier vorhanden; es handelt sich nur um die Frage, ob die großen Stromschwankungen, die man gewöhnlich meint, wenn man vom gHR spricht, durch diese Widerstandsveränderungen bedingt sind, und diese Frage ist wohl zu verneinen. Nach Ablauf dieser großen verhältnismäßig schnellen Schwankungen scheinen noch kleine sehr träge zu bestehen, für die vielleicht vasomotorische Komponenten u. dgl. verantwortlich zu machen sind.

⁴⁾ SAKAMOTO, S.: Journ. of biophysics Bd. 1, S. XII. 1923; Bd. 1, S. 122. 1924.

⁵⁾ Siehe dazu S. 689 dieses Bandes.

⁶⁾ GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 197, S. 432. 1923.

in Tätigkeit treten; z. B. erweitert sich dabei die Pupille. UHLENBROCK¹⁾ hat einen ähnlichen Parallelismus mit Gefäßreflexen aufgezeigt. *Der gHR ist also eine Teilerscheinung eines allgemeinen autonomen Reflexes, der auf die im Eingang dieses Kapitels erwähnten sensorischen Reize auftritt.* Ob er eine „biologische“ Bedeutung hat und welche, soll hier nicht erörtert werden.

Über die bis jetzt anscheinend noch recht unbefriedigenden Versuche, aus dem gHR Schlüsse auf das psychische Geschehen in normalen und pathologischen Fällen zu ziehen, s. die unten angeführte Literatur. Der am meisten störende Umstand ist die Tatsache, daß der Reflex bei derselben Versuchsperson unter äußerlich ganz gleichartigen Umständen in seiner Stärke ungemein wechselt; gewöhnlich wird er nach mehrfacher Wiederholung immer kleiner und „erholt“ sich nach einer längeren Pause, jedoch kommt auch das Umgekehrte vor. Ob diese „Ermüdung“ anatomisch an die Peripherie oder das Zentrum gebunden ist, weiß man nicht: nach den oben referierten Erfahrungen über die Beeinflussbarkeit der Haut durch Temperaturveränderungen wird man mehr auf die Peripherie achten müssen, als es bisher geschehen ist.

Zum Schluß sei ein aus Versuchen anderer Art entstandenes, vorerst rein hypothetisches Schema einer Hautzelle mitgeteilt, das eine „Erklärung“ für die oft beobachtete Mehrphasigkeit des TARCHANOFFschen Phänomens (gHR ohne Hilfsstrom) gibt. Bekanntlich ist es strittig, ob die Grenzflächen der Zellen homogen, z. B. aus Lipoiden, aufgebaut sind oder ob sie von Poren durchlöchert sind. Die Erfahrungen über Narkose sprechen teils für die eine, teils für die andere Auffassung. Nun könnte man annehmen, daß eine Hautzelle eine Grenzfläche hat,

wie sie in Abb. 198 dargestellt ist: eine mit Lipoiden bekleidete Fläche ist von Poren durchbrochen, die Lipoidschicht erstreckt sich bis in den Eingang eines Porus hinein. Die Porenwände sind, z. B. durch Adsorption von Anionen, negativ elektrisch geladen, die Flüssigkeitsfäden in den Poren tragen deshalb positive elektrische Ladung. In der Ruhe sind die Poren so eng, daß das Zellinnere praktisch gegen die Außenwelt abgeschlossen ist; verkleinern sich aber die zwischen den Poren befindlichen „Pflastersteine“, z. B. durch Entquellung infolge von Stoffwechselvorgängen (Erregung), so erweitern sich die Poren, dadurch bekommen die Zellwände sozusagen Löcher und werden permeabel. Die Erfahrung lehrt, daß das nun zugänglich gewordene Zellinnere gegen die Außenfläche elektrisch negativ (nach WALLER zinkartig) wird. Darauf beruht der gHR: ohne Hilfsstrom wird die erregte Stelle negativ, es entsteht ein Aktionsstrom; mit Hilfsstrom (VERAGUTH) können die an der Außenfläche angestauten Ionen nun besser in das Innere eintreten und umgekehrt, was zur Verminderung der polarisatorischen Gegenkraft führt.

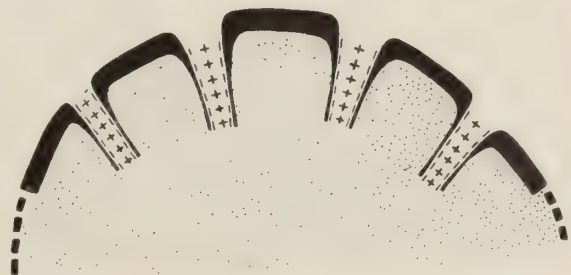


Abb. 198. Schema der Wand einer Hautzelle. Die schwarze Begrenzung bedeutet eine lipoiden Schicht. Erklärung im Text.

Auf diesen Vorgang superponiert sich ein anderer, der besonders deutlich wird, wenn kein äußerer Hilfsstrom vorhanden ist: es tritt Zellinhalt nach außen, von dem ja ein Teil, nämlich der in den Poren steckende, positiv geladen ist. Das

¹⁾ UHLENBROCK, P.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 81, S. 51. 1924. Der ganze Komplex wird von ihm „der autonome Reflex“ genannt.

kann zu einer vorübergehenden Positivität der Zelloberfläche gegenüber der Umgebung führen. So könnte man die Mehrphasigkeit des TARCHANOFFSchen Phänomens deuten und die Tatsache, daß die elektrischen Äußerungen der Hautzellen sich bei wiederholter Erregung ändern (Erschöpfung des zur Verschiebung disponiblen Zellinhaltes). Diese Vorstellung vom Bau der Tätigkeit der Hautzellen hat sich in einigen Fällen schon als fruchtbar erwiesen¹⁾.

Weitere Literatur: *Physiologisch:* PARI, G. A.: Gazz. d'osp. e de clin. Bd. 41, S. 443. 1920. (Bahnen der Schweißnerven.) — BIJTEL, J. u. C. J. A. VAN ITERSSEN (Reflex auch durch Geruchsreize auslösbar.) — VAN ITERSSEN, C. J. A.: Acta oto-laryngol. Bd. 2, S. 174. 1920. (Entlarvung simulierter Schwerhörigkeit.) — WALLER, A. D.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 85, S. 340. 1921. (Bahnung.); Quart. Journ. of exp. physiol. Bd. 12, S. 369. 1920; Proc. of the roy. soc. of med. Bd. 13, S. 41. 1920 (Reflexveränderungen nach Verletzung des Medianus und Ulnaris); Journ. of physiol. Bd. 52, S. XXI; Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 84, S. 58. 1921.

Klinisch und psychologisch: GREGOR, A. u. S. LOEWE: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 12, S. 411. 1912. (Ältere Literatur. Bezüglich eines Fehlers in den physikalischen Erörterungen ist die folgende Arbeit S. 5 zu beachten.) — GREGOR, A. u. W. GORN: Ebenda Bd. 16, S. 1. 1913. — GREGOR, A.: Arch. f. d. ges. Psychol. Bd. 27, S. 241. 1913. (Willkürliche Unterdrückung des Reflexes unmöglich.) — WEINBERG, A. A.: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 85, S. 543. 1923; Bd. 86, S. 375. 1923. — GREGOR, A.: Das psychogalvanische Phänomen. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. VI A 6, Lief. 225. 1927. — RICHTER, C. R.: Brain, Bd. 50, 2, S. 216. 1927. (Einseitige Sympathicusverletzung.)

Die ausgedehnte neuere klinische und psychologische Literatur, die die physiologischen Fragen ganz beiseite läßt, kann hier nicht erwähnt werden.

¹⁾ Narkotica, die lipoidlöslich sind, werden (abgesehen von etwaigen Wirkungen im Zellinnern) den Belag der „Pflastersteine“ aufquellen und damit einerseits seine Durchgängigkeit vermindern, andererseits auch den Eingang zu den Poren verengen. Ähnlich aber müssen auch oberflächenaktive Stoffe wirken, selbst wenn sie nicht lipoidlöslich sind. Große Dosen eines lipoidlösenden Narkoticums zerstören den Belag und machen die Zellwände irreversibel permeabel usw. Das Schema liefert auch eine Erklärung dafür, warum eine gedrückte Hautstelle positiv wird: es tritt nämlich positiver Poreninhalt nach außen.

Die Aktionsströme des Herzens. (Elektrokardiogramm.)

Von

W. EINTHOVEN †

Leiden.

Mit 96 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Das an erster Stelle zu nennende unbedingt beste Buch ist von der Hand von LEWIS: *The mechanism and graphic registration of the heart beat*. London 1920. Es ist aufzufassen als eine 2. Ausgabe von: *The mechanism of the heart beat*. London 1911. (Von ADOLF F. HECHT auf Deutsch übersetzt. Wien u. Leipzig 1912). Eine 3. Ausgabe hat eben die Presse verlassen. Vorzüglich ist auch LEWIS' kleines Buch: *Clinical Electrocardiography*. 3. Ausgabe. London 1924.

Von den Schriften LEWIS' ist bei der Bearbeitung dieses Kapitels ein vielfacher und dankbarer Gebrauch gemacht worden.

Unter den zahlreichen anderen Zusammenfassungen verdienen besondere Erwähnung: HOFFMANN, AUGUST: *Die Elektrographie als Untersuchungsmethode des Herzens und ihre Ergebnisse*. Wiesbaden 1914. — KAHN, R. H.: *Das Elektrokardiogramm (Ergebnisse der Physiologie)*. Wiesbaden 1914. — POLAK, J. B.: *De beteekenis van het electrocardiogram voor de kliniek der hartziekten*. Amsterdam 1914. — ROTHBERGER, JULIUS: *Physiologie des Kreislaufs*, in *Handb. d. allg. Pathol., Diagn. u. Therap. d. Herz- u. Gefäßerkrankungen*. Leipzig u. Wien 1913. — WIGGERS, CARL J.: *Modern aspects of the circulation in health and disease*. Philadelphia u. New York 1923.

I. Einleitung.

Das Studium der elektrischen Erscheinungen des Herzens spielt heutzutage nicht nur in der Physiologie sondern auch in der Klinik eine wichtige Rolle. Man findet kaum mehr ein großes Krankenhaus, welches nicht über die Mittel verfügt, sie bei den Patienten zu messen und zu registrieren.

Während die rhythmischen Stromschwankungen des schlagenden Froschherzens schon 1856 den Forschern A. KÖLLIKER und M. MÜLLER bekannt waren, gelang es AUG. D. WALLER erst 33 Jahre später, 1889, sie beim Menschen nachzuweisen.

Das elektrische Meßinstrument, das Capillarelektrometer, über welches man früher verfügte, war nicht imstande, eine Kurve zu registrieren, deren Form auch nur einigermaßen dem genauen Ausdruck der erzeugten Potentialschwankungen entsprach. Man mußte sie ausmessen und mit Hilfe der erhaltenen Ergebnisse eine neue Kurve berechnen und konstruieren¹⁾, was viel Zeit

¹⁾ W. EINTHOVEN: Über die Form des menschlichen Elektrokardiogramms. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 60, S. 101. 1895, und W. EINTHOVEN u. K. DE LINT: Über das normale menschliche Elektrokardiogramm usw. *Ebenda* Bd. 80, S. 139. 1900.

kostete. Erst nachdem ein Instrument gefunden worden war, das eine genügende Einstellungsgeschwindigkeit mit einem großen Maße der Empfindlichkeit verknüpfte, so daß das damit registrierte „Elektrokardiogramm“ unmittelbar die Form der zu untersuchenden Stromschwankungen reproduzierte¹⁾, konnte das Studium der vom Herzen hervorgerufenen Aktionsströme allgemeines Interesse erwerben. Die ersten Anwendungen in der Klinik haben mit einem „Saitengalvanometer“ stattgefunden, das in dem physiologischen Laboratorium zu Leiden aufgestellt war, während die zu untersuchenden Kranken sich im dortigen Akademischen Krankenhaus befanden. Letzteres stand auf mehr als 1 km Entfernung vom Laboratorium und wurde durch besondere zu dem Zwecke angebrachte elektrische Leitungsdrähte mit ihm verbunden. Eine auf diese Weise aus der Entfernung registrierte Kurve konnte mit Recht ein „Telekardiogramm“ genannt werden²⁾.

II. Methodisches.

a) Die Meßinstrumente.

Ogleich die Anwendung des Capillarelektrometers in der Elektrokardiographie jetzt ganz veraltet ist, darf man nicht vergessen, daß es gute Dienste geleistet hat und namentlich dort mit Erfolg angewendet worden ist, wo nicht bezweckt wurde, die Form der Aktionsströme genau kennenzulernen. Wir erinnern z. B. an die Arbeit von FLORENCE BUCHANAN³⁾, die mit Hilfe ihrer capillarelektrometrischen Kurven imstande war, die Herzfrequenz kleinerer Tiere, wie Mäuse und Kanarienvögel, zu messen. Mittels mechanischer Registriermethoden würde es nicht leicht gewesen sein, die großen Frequenzen von 700 und 900 Schläge pro Minute zu zählen.

Daß man mit Hilfe des Capillarelektrometers durch Berechnung und Konstruktion auch die Form des Ekg studieren kann, ist auf genügende Weise durch die auf diesem Wege schon erhaltenen Ergebnisse dargetan worden. Die konstruierten Kurven haben prinzipiell dieselbe Form wie die mit dem Saitengalvanometer direkt registrierten⁴⁾.

Die heutzutage üblichen Instrumente bezwecken alle die direkte Registrierung einer Kurve, welche den genauen Ausdruck der durch die Herzaktion hervorgerufenen Potentialschwankungen darstellt. Da die meisten Apparate jedoch dazu nicht imstande sind und die Sache, um welche es geht, von großer Wichtigkeit für die ganze Elektrokardiographie genannt werden darf, scheint es uns notwendig, diesen Punkt hier näher zu behandeln.

Das Saitengalvanometer⁵⁾ besteht der Hauptsache nach aus einem dünnen stromtragenden Faden, der wie eine Saite auf zweckentsprechende Weise zwischen

¹⁾ EINTHOVEN, W.: Die galvanometrische Registrierung des menschlichen Elektrokardiogramms usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 99, S. 472—480. 1903.

²⁾ EINTHOVEN, W.: Le télécardiogramme. Arch. néerland. des sciences exactes et natur. Ser. II, Bd. II, S. 239. 1906. Derselbe Aufsatz ist auch in Arch. internat. de physiol. Bd. 4, S. 132. 1906 und in Onderzoekingen physiol. labor. Leiden, TI. VII abgedruckt worden.

³⁾ BUCHANAN, F.: The frequency of the heart-beat in the mouse. Physiol. proceed., Nov. 1908. — BUCHANAN, F.: The frequency of the heart-beat and the form of the electrocardiogram in birds. Journ. of physiol. (Proc. of the physiol. soc.), März 1909.

⁴⁾ EINTHOVEN, W.: Die galvanometrische Registrierung des menschlichen Elektrokardiogramms. Pflügers Arch. d. f. ges. Physiol. Bd. 99, S. 472. 1903.

⁵⁾ EINTHOVEN, W.: Ein neues Galvanometer. Ann. d. Physik Bd. 12, S. 1059. Leipzig 1903. — EINTHOVEN, W.: Über einige Anwendungen des Saitengalvanometers. Ebenda Bd. 14, S. 182. 1904. — EINTHOVEN, W.: Weitere Mitteilungen über das Saitengalvanometer usw. Ebenda Bd. 21, S. 483. 1906. — EINTHOVEN, W.: Die Konstruktion des Saitengalvanometers. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 130, S. 287. 1909.

den Polen eines Elektromagnets ausgespannt ist. Wird ein elektrischer Strom durch die Saite geführt, so weicht sie senkrecht zu den magnetischen Kraftlinien ab. Das Bild der Saitenmitte wird mittels eines Mikroskops in starker Vergrößerung auf eine photographisch empfindliche Platte projiziert, die senkrecht zur Richtung des Saitenausschlages bewegt wird. Zur selben Zeit, in der die Bewegungen der Saite registriert werden, wird ein rechtwinkliges Koordinatensystem auf der photographischen Platte entworfen. Die Abszissen erhält man als horizontale Linien, indem man eine gläserne Millimeterskala dicht vor die empfindliche Platte hinstellt, so daß die scharfen Schatten der Skalenteilung auf die Platte fallen, während die Ordinaten als vertikale Linien durch eine sich gleichmäßig drehende, geteilte Scheibe hervorgerufen werden, deren Speichen das auf den Spalt fallende Licht intermittierend unterbrechen¹⁾.

Außer dem Saitengalvanometer, das die weitestverbreitete Anwendung gefunden hat, gibt es noch zwei Spiegelinstrumente: der Oszillograph von THOMA und das Spulengalvanometer von Siemens u. Halske. Der Oszillograph besteht aus einer in einem Magnetfelde ausgespannten Drahtschlinge, auf deren parallelen Schenkeln ein Spiegel aufgekittet ist. Das Spulengalvanometer von SIEMENS u. HALSKE ist prinzipiell einem gewöhnlichen Spulengalvanometer ähnlich. Nur sind die Spule und der mit ihr verbundene Spiegel mit einer ausgezeichneten Technik zu winzig kleinen Teilen ausgebaut worden. Doch ist in beiden Instrumenten der sich bewegende Teil bedeutend viel schwerer als eine dünne Saite, so daß ihre Normalempfindlichkeit, d. h. die Stromempfindlichkeit bei einer gewissen Ausschlagsdauer viel geringer ist. Man kann das auch so ausdrücken, daß sie bei einer gewissen, für unsere Zwecke notwendigen Empfindlichkeit einer längeren Ausschlagszeit bedürfen.

b) Polarisation und elektrostatische Kapazität.

Es gibt noch einen Umstand, der nicht unberücksichtigt gelassen werden darf. In Serienschaltung mit der Versuchsperson soll ein großer Widerstand vorhanden sein; sonst wird die Kurve durch die Polarisation und die elektrostatische Kapazität der menschlichen Haut verunstaltet²⁾.

Wir reproduzieren in den Abb. 199 und 200 ein paar Kurven, die mit einem geeigneten Saitengalvanometer aufgenommen wurden, während die Versuchsperson die Unterarme in Elektroden mit

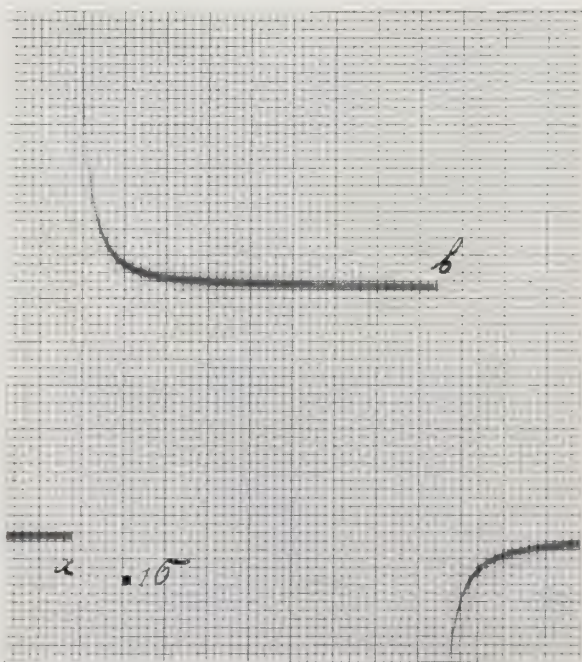


Abb. 199. Beide Arme in 1proz. NaCl-Lösung. Körperwiderstand = 1700 Ohm. Kein Extrawiderstand³⁾.

¹⁾ EINTHOVEN, W.: Eine Vorrichtung zur photographischen Registrierung der Zeit. Zeitschr. f. biol. Technik u. Methodik Bd. 3, Nr. 1. 1912.

²⁾ EINTHOVEN, W. u. J. BIJTEL: Über Stromleitung durch den menschlichen Körper. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 198, S. 439. 1923.

³⁾ In den Abb. 199, 200, 201 und 202 hat ein Skalenteil einer Abszisse den Wert von 0,001 Sek.

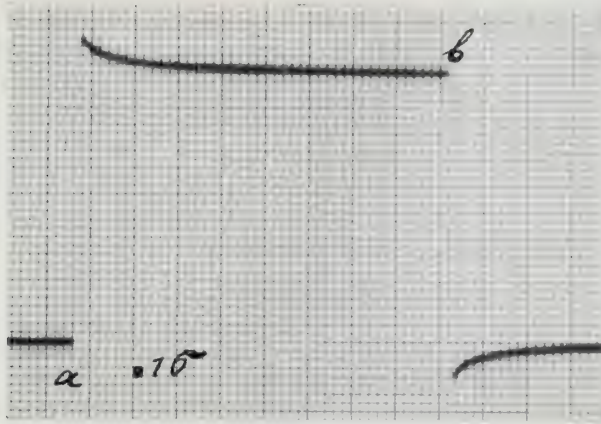


Abb. 200. Beide Arme in 1proz. NaCl-Lösung. Körperwiderstand = 1700 Ohm. Extrawiderstand = 10000 Ohm.

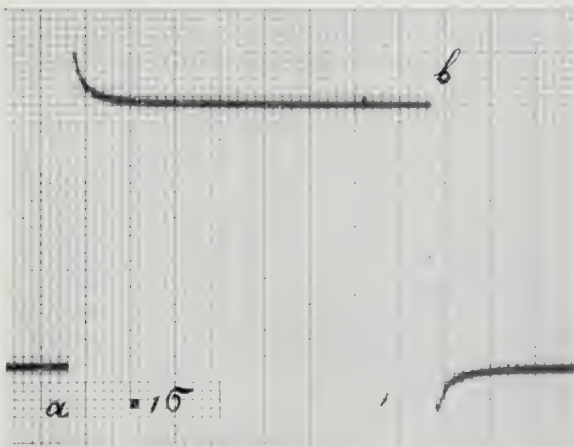


Abb. 201. Beide Arme in warmer 20proz. NaCl-Lösung. Körperwiderstand = 800 Ohm. Kein Extrawiderstand.

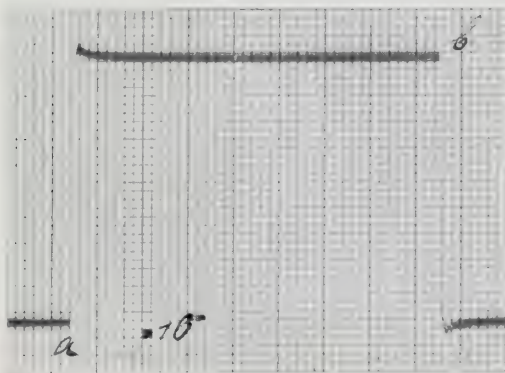


Abb. 202. Beide Arme in warmer 20proz. NaCl-Lösung. Körperwiderstand = 800 Ohm. Extrawiderstand = 10000 Ohm.

1proz. Kochsalzlösung eingetaucht hatte. Das Galvanometer wurde mit einem Nebenschluß versehen und die Spannung der Saite so reguliert, daß 1 mm der Ordinaten einem Potentialunterschiede von 70 Millivolt entsprach und wir also mit einer Empfindlichkeit zu tun hatten, die 700 mal geringer als die gewöhnliche Kardiogrammeempfindlichkeit war. Unter diesen Umständen sind die Schwankungen des Ekg in der Kurve nicht mehr sichtbar.

In Abb. 199 befindet sich im Kreise nur wenig mehr als der Körperwiderstand selbst zu einem Betrag von 1700 Ohm; in Abb. 200 ist noch ein Widerstand von 10000 Ohm hinzugefügt, so daß der Gesamtwiderstand hier 11 700 Ohm ist.

Bei *a* wird plötzlich ein Potentialunterschied von 2,1 Volt in den Kreis ein-, bei *b* ausgeschaltet. Man sieht sofort den Unterschied zwischen beiden Abbildungen. In Abb. 199 sind die durch den starken Initialstrom erzeugten Zacken doppelt so hoch als der bleibende Ausschlag, während in Abb. 200 die Zacken viel niedriger sind. Doch genügen anscheinend 10 000 Ohm noch nicht, um unter den gegebenen Umständen die Verunstaltungen ganz zu beseitigen. Dazu wäre ein noch größerer Extrawiderstand nötig. Dieser wird aber überflüssig, wenn man durch die Anwendung anderer, die Haut benetzenden Lösungen den Hautwiderstand verringert.

Die Abb. 201 und 202 sind unter denselben Bedingungen wie die beiden vorangehenden aufgenommen worden, nur mit dem Unterschied, daß statt der 1proz. eine 20proz. Kochsalzlösung gebraucht wurde. Der Körperwiderstand ist von 1700 Ohm auf 800 Ohm zurückgegangen. In Abb. 201 befindet

sich kein Extrawiderstand im Kreise, in Abb. 202 ist darin 10 000 Ohm eingeschaltet worden. Man sieht, daß die Zacke, die in Abb. 201 schon viel kleiner

ist als in Abb. 199, durch die Einschaltung des Extrawiderstandes in Abb. 202 nahezu ganz verschwindet. Die kleine noch übrigbleibende Erhebung ist fast ausschließlich die Folge der nicht ganz aperiodischen Bewegung der Saite.

Die Abb. 199–202 zeigen die große Bedeutung, die in der Elektrokardiographie eine Verringerung des Hautwiderstandes und die Einschaltung eines großen Extrawiderstandes haben. Wenn man eine 20 proz. Kochsalzlösung gebraucht und über eine zweckmäßige Saite mit einem Widerstand der Größenordnung 10 000 Ohm verfügt, so braucht man eine Verunstaltung der Kurven durch die Kapazität und die Polarisierung der Haut nicht zu befürchten. Wenn man dagegen eine dicke Saite oder ein Spiegelinstrument von geringem Widerstand statt eines Saitengalvanometers anwendet, so sind die Umstände viel ungünstiger. Der Nachteil kann nicht durch die Einschaltung eines großen Extrawiderstandes in den Kreis aufgehoben werden, da bei der erforderlichen Empfindlichkeit das Einschalten eines Extrawiderstandes die Einstellung des Meßinstrumentes verzögert und diese Verzögerung vermieden werden soll.

Es sind viele Modelle des Saitengalvanometers käuflich, die aber nicht alle gleichwertig sind. Von diesen sind mir drei deutsche, ein englisches, zwei amerikanische und zwei schweizerische zu elektrokardiographischen Zwecken bestimmte Modelle bekannt, während demnächst auch ein holländisches Modell in den Handel gebracht werden wird, das viele gute Eigenschaften besitzt.

c) Die Elektroden.

Wenn man beim Tierversuch den Strom unmittelbar vom Herzen ableitet, wendet man die in der Physiologie üblichen unpolarisierbaren Elektroden an¹⁾. Muß der Strom aber indirekt, d. h. von anderen Körperteilen abgeleitet werden, so wird die Verwendung spezieller Elektroden wünschenswert. Eine geeignete Form besteht aus einer mit 20 proz. NaCl-Lösung gefüllten Tonzelle, die sich in einem Glaszylinder befindet. Dieser enthält eine gesättigte ZnSO_4 -Lösung, in welche eine amalgamierte Zinkplatte getaucht ist.

Die Versuchsperson bringt ihre Hand bis zur Hälfte des Unterarmes in die NaCl-Lösung der Tonzelle, während man die Zinkplatte mit dem Galvanometer verbindet. Für die Stromableitung vom Fuße nimmt man anstatt eines Glaszylinders eine glasierte Fußwanne.

Einfachheitshalber kann man die Tonzelle und die ZnSO_4 -Lösung weglassen und die Zinkplatte unmittelbar in den mit Kochsalzlösung gefüllten Glaszylinder resp. in die Glaswanne tauchen. Die Zinkplatte muß dann aber wiederholt tüchtig amalgamiert werden.

Bei verschiedenen elektrokardiographischen Untersuchungen ist oft eine andere Form von Elektroden wünschenswert, die der Versuchsperson die Möglichkeit bietet, bequem im Bette liegengubleiben oder ihre Lage beliebig zu ändern. Einen Säugling soll man in den Armen der Mutter untersuchen können. Auch der Chirurg soll die Herztätigkeit seiner Kranken während der Dauer einer Operation auf bequeme Weise persönlich kontrollieren können. Er ist oft genötigt, einen Kranken einer Operation zu unterziehen, die mehrere Stunden

¹⁾ Man nennt die bei der direkten Ableitung registrierte Kurve fälschlich wohl „Elektrogramm“ im Gegensatz zu „Elektrokardiogramm“, das bei indirekter Ableitung erhalten wird. Diese Bezeichnung scheint mir aber darum unrichtig zu sein, weil „Elektrogramm“ im Gegensatz zu „Mechanogramm“ gebraucht werden soll, während das Wort „Elektrokardiogramm“ ähnlich wie „Elektromyogramm“, „Elektro-neurogramm“ usw. gebildet worden ist, um die elektrischen Schwankungen des Herzens, des Muskels, des Nerven usw. anzudeuten. Auf Vorschlag von KAHN (Zentralbl. f. Physiol. Bd. 32, S. 285) verkürzen wir Elektrokardiogramm in *Ekg* und Elektrogramm in *Ég*.

dauert. Während dieser Zeit gibt gewöhnlich ein Assistent ihm Auskunft über den Zustand des Pulses, aber die Schwankungen der Herztätigkeit würden sich ihm auf bessere Weise zeigen, wenn er mit einem Blicke, jedesmal wenn er es wünscht, die elektrischen Erscheinungen des Herzens selbst beobachten könnte.

Zu diesem Zwecke sind folgende Elektroden besonders geeignet¹⁾.

Um die Hand und den Unterarm — oder um den Fuß und den Unterschenkel — wickelt man eine Flanellbinde, die zuvor in 20% Kochsalzlösung getränkt worden ist. Über die Binde wickelt man galvanisierten Eisendraht in zahlreichen Windungen. Man nehme z. B. Draht von 0,5—1 mm Stärke und lege 10—20 Windungen an. Danach lege man eine zweite, gleichfalls in 20% Kochsalzlösung getränkte Flanellbinde an, die den Draht mit Ausnahme eines kleinen hervorstehenden Endstückes gänzlich bedeckt.

Schließlich umwickelt man das Flanell mit einer Kautschukbinde, wodurch die Elektrode isoliert und zugleich gegen Austrocknung gesichert wird. Das hervorstehende Drahtende verbindet man mit dem Galvanometer.

Wenn man mit derartigen Elektroden arbeitet, kann die Lage des Patienten beliebig geändert werden, während seine Bewegungen praktisch keine Veränderungen des Widerstandes oder der Polarisation herbeiführen.

Bei Tierversuchen, wobei man den Strom indirekt abzuleiten wünscht, kann man ähnliche Elektroden verwenden. Einfacher ist es dann aber, einen amalgamierten Zinkstab unter der Haut zu befestigen. Dem Vorschlag, beim kranken Menschen etwas Ähnliches zu machen und Nadeln unter die Haut zu stechen, kann ich nicht beistimmen.

d) Gleichzeitige Registrierung bei mehrfacher Ableitung²⁾.

Zu bestimmten Zwecken ist es notwendig, daß die elektrischen Potentialschwankungen, die man bei verschiedener Stromableitung erhalten kann, gleichzeitig mit zwei oder mehr Galvanometern registriert werden. Im allgemeinen können drei dazu brauchbare Methoden unterschieden werden:

A. Diejenige mit zwei nebeneinander aufgestellten Galvanometern. Ein jedes der beiden Instrumente wird durch eine eigene Lampe beleuchtet, während die aus den Projektionsokularen tretenden Strahlenbündel entweder direkt oder mittels Spiegel so gerichtet werden, daß sie auf einer horizontalen Spalte nebeneinander zwei Felder entwerfen. Hinter der Spalte wird die photographische Platte in vertikaler Richtung bewegt.

B. Eine andere Methode beruht auf dem Gebrauch zweier Saiten in demselben Magnetfelde³⁾. Man hat ein Saitengehäuse in den Handel gebracht, das zwei in einer gegenseitigen Distanz von ungefähr 0,5 mm aufgespannte Saiten enthält. Wenn man mit diesem Gehäuse ohne weiteres eine starke Vergrößerung anwenden würde, würden die Saitenbilder im Projektionsfelde so weit auseinander entworfen werden, daß die Vorrichtung praktisch unbrauchbar wäre. Bei 600facher Vergrößerung hätten die Bilder schon eine gegenseitige Distanz von 30 cm.

Um diese Schwierigkeit zu beseitigen, wird die Richtung der vom Projektionsokular auf die Spalte fallenden Strahlenbündel mittels eines Paares achromatischer

¹⁾ MEERBURG, P., J. ENDTZ u. W. EINTHOVEN: Über Bindeelektroden usw. Wien. med. Wochenschr. 1916, Nr. 14.

²⁾ EINTHOVEN, W., F. L. BERGANSIUS u. J. BIJTEL: Die gleichzeitige Registrierung elektrischer Erscheinungen mittels zwei oder mehr Galvanometer und ihre Anwendung auf die Elektrokardiographie. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 164, S. 167. 1916.

³⁾ Es besteht sogar ein nicht zu elektrokardiographischen Zwecken gebautes Modell, das sechs parallel nebeneinander gespannte Saiten im Magnetfelde besitzt.

Prismen so geändert, daß die Saitenbilder auf der Spalte sich einander genügend nähern.

C. Die dritte Methode, die vielleicht die eleganteste heißen darf, besteht der Hauptsache nach in einer solchen Aufstellung der beiden Galvanometer, daß ihre optischen Achsen in eine Linie fallen. Die Galvanometer werden sozusagen optisch in Serie verwendet. Die Methode hat viele Vorteile, erheischt aber eine sorgfältige Aufstellung, die schon manchen Forschern Schwierigkeiten gemacht hat.

Natürlich können die drei Methoden auf verschiedene Weise kombiniert werden: zwei Galvanometer optisch in Serie mit einem daneben aufgestellten dritten, oder zwei Instrumente nebeneinander, von denen das eine zwei Saiten im Magnetfelde hat usw.

Bei den gleichzeitigen elektrokardiographischen Aufnahmen müssen gewisse Vorkehrungen getroffen werden.

Wenn man bei nur einer Ableitung ein Ekg schreibt, ist es üblich, die Empfindlichkeit des Galvanometers auf folgende Weise zu regeln. Während die Saite unter dem Einfluß der Herztätigkeit rhythmische Schwankungen zeigt, schaltet man in den Kreis, in dem sich der menschliche Körper und das Galvanometer befinden, einen bestimmten Potentialunterschied ein. Hierdurch wird das Saitenbild verschoben. Man beurteilt die Größe der Verschiebung, indem man die jedesmal zur Zeit der Herzpause wiederkehrende Lage der Saite beachtet.

Man Sorge dafür, daß durch die Einschaltung des Potentialunterschiedes sich der Kreiswiderstand nicht oder nicht nennenswert verändert, und regle die Saitenspannung derart, daß jedes Millivolt des eingeschalteten Potentialunterschiedes eine Verschiebung des Saitenbildes um 1 cm herbeiführt.

Schreibt man darauf ein Ekg, so entspricht jedes Zentimeter einer Ordinate auch einem Potentialunterschiede von 1 Millivolt, und zwar würde dieser Potentialunterschied tatsächlich zwischen den Ableitungsstellen des Körpers vorhanden gewesen sein, wenn diese nicht mit dem Galvanometer verbunden wären.

Wenn man nach der Regelung der Empfindlichkeit des ersten Galvanometers den Körper außerdem mit einem zweiten verbindet, so verkleinern sich die Ausschläge des ersteren. Das findet in um so größerem Maße statt, je geringer der Widerstand des zweiten Galvanometers ist. Durch eine dritte Verbindung werden die Ausschläge abermals verkleinert, und also taucht die Frage auf: Wie sollen die Empfindlichkeiten der Galvanometer reguliert werden, damit sie *zu gleicher Zeit* Kurven schreiben, die der erwünschten Bedingung entsprechen? Die Zentimeter der Ordinaten sollen immer die Millivolts der Potentialunterschiede angeben, welche bei einem von Nebenschluß freien menschlichen Körper zwischen zwei Ableitungsstellen vorhanden sind.

Solange nur ein Galvanometer mit dem Körper verbunden ist, soll bei der Einschaltung von e Millivolt in den Kreis das Saitenbild e cm ausweichen. Wenn zu gleicher Zeit zwei oder drei Galvanometer mit dem Körper verbunden sind, soll bei der Einschaltung von e Millivolt in einen der Kreise der Ausschlag des zu diesem Kreise gehörigen Galvanometers größer als e cm sein. Es seien in einem gegebenen Falle bei den gleichzeitigen Ableitungen I, II und III die resp. Körperwiderstände l_1 , l_2 und l_3 , die Galvanometerwiderstände g_1 , g_2 und g_3 und die gesuchten Ausschläge U_1 , U_2 und U_3 .

In fast allen Fällen erreicht man eine genügende Genauigkeit, wenn man für l_1 , l_2 und l_3 einen Mittelwert

$$l = \frac{l_1 + l_2 + l_3}{3}$$

nimmt. Die Galvanometerwiderstände sollen aber tatsächlich mit Hilfe von Rheostatwiderständen einander gleichgemacht werden. Wir schreiben dann $g_1 = g_2 = g_3 = g$ und finden für den gesuchten Ausschlag jedes Saitenbildes:

$$U = e \left(1 + \frac{l}{2g} \right) \text{ cm.} \quad (1)$$

Es sei bemerkt, daß beim Einschalten von e Millivolt in einen der Galvanometerkreise alle drei Saitenbilder einen Ausschlag aufweisen. Hat man die Empfindlichkeiten der Saiten richtig reguliert, so wird das Saitenbild, in dessen Kreis der Potentialunterschied eingeschaltet ist, U cm und ein jedes der beiden anderen Saitenbilder

$$u = U - e \text{ cm} \quad (2)$$

ausschlagen¹⁾.

Die Nachteile, die mit der Anwendung einer dicken Saite oder eines Spiegelinstrumentes von geringem Widerstande verbunden sind, und die wir oben schon auseinandergesetzt haben, gewinnen bei der gleichzeitigen Registrierung an Bedeutung.

III. Die Grundformen des Ekg.

A. Beim Menschen.

a) Allgemeines.

Schreibt man ein Mechanokardiogramm eines Menschen, indem man eine mit einer Registriertrommel verbundene Aufnahmekapsel gegen die Regio cordis drückt, so wird man bei derselben Person bald diese, bald jene Kurve erhalten: eine geringe Verschiebung der Kapsel, ein schwächeres oder kräftigeres Anlegen an die Brustwand hat größere Veränderungen in der Form des Kardiogramms zur Folge als die ausgeprägtesten anatomischen oder funktionellen Abweichungen des Herzens.

Die Untersuchung des Ekg ist nicht mit diesen Schwierigkeiten verbunden. Es wird in absoluten Maßen registriert, wodurch die Form unabhängig von den Eigenschaften des benutzten Instrumentes gemacht wird. Jedes Ekg, wann und wo es auch registriert worden ist, kann daher unmittelbar mit jedem anderen Ekg verglichen werden. Tatsächlich hat man schon öfters von einer Person, die sich im Verlaufe der Zeit an verschiedenen Orten der Welt mit verschiedenen Modellen des Saitengalvanometers hatte untersuchen lassen, Kurven erhalten, die sich kongruent zeigten. Die zu gebrauchenden Instrumente müssen aber immer eine genügende Empfindlichkeit mit einer großen Ausschlagsgeschwindigkeit verknüpfen.

In der nebenstehenden Abbildung wird ein Beispiel eines menschlichen Ekg bei Stromableitung von rechter Hand und linkem Fuß abgebildet. Die Saitenspannung war so reguliert, daß 1 Skalenteil der Ordinaten einem Wert von 10^{-4} Volt entspricht, während dem Speichenrade eine solche Umdrehungsgeschwindigkeit erteilt wurde, daß 1 Skalenteil der Abszissen genau 0,01 Sek. angibt. Die Geschwindigkeit, womit die empfindliche Platte während des Registrierens bewegt wurde, war ungefähr 100 mm pro Sekunde.

Es ist jetzt allgemein üblich geworden, die Empfindlichkeit des Meßinstrumentes gleich derjenigen zu wählen, die bei nebenstehender Abbildung benutzt

¹⁾ Über die Beweise für die obenstehenden Formeln vgl. W. EINTHOVEN, F. L. BERGANSIUS u. J. BIJTEL: Die gleichzeitige Registrierung elektrischer Erscheinungen usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 164, S. 167. 1916.

wurde; d. h. daß 1 cm einer Ordinate einem Millivolt entspricht; die Abszissenwerte werden aber zu verschiedenen Zwecken verschieden genommen. In den meisten Fällen wird die Geschwindigkeit der empfindlichen Schreibfläche auf $\frac{1}{4}$, in anderen Fällen aber auf $\frac{1}{2}$ der oben angewendeten gebracht¹⁾.

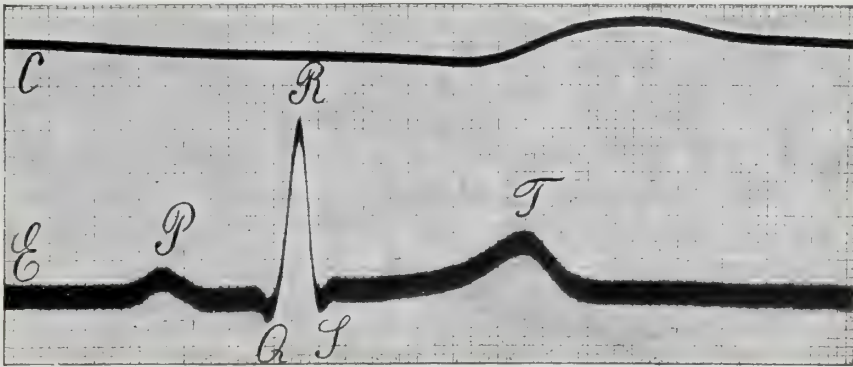


Abb. 203. *E* menschliches Ekg, Abl. II. *C* Pulscurve der A. carotis. Absz. 1 Sk. = 0,01 Sek.

Abb. 204 gibt ein Ekg mit Carotispuls bei einer Geschwindigkeit der photographischen Platte von ungefähr 25 mm pro Sekunde.

Man unterscheidet in der Kurve 5 Zacken, die jetzt wohl allgemein mit den Buchstaben *P*, *Q*, *R*, *S* und *T* angegeben werden. Hiervon entspricht *P*

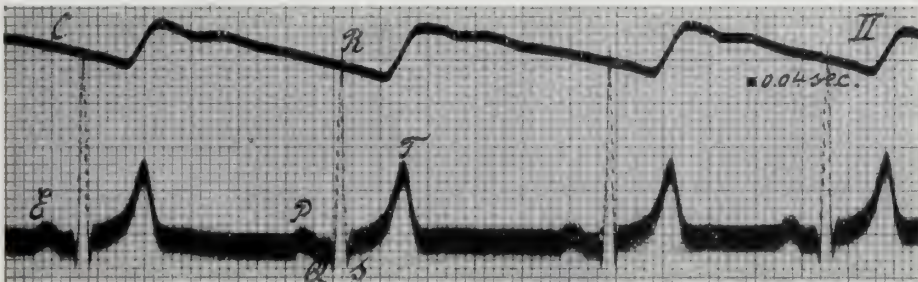


Abb. 204. *C* Carotispuls; *E* Ekg, Abl. II. Absz. 1 Sk. = 0,04 Sek.

der Vorhofkontraktion, während *Q*, *R*, *S* und *T* zum Kammer-Eg gehören. Eine 6. Zacke *U*, die man oft beobachten kann und die nach *T* folgt, tritt in der obenstehenden Abbildung nur wenig hervor. Sie erreicht in unserer Kurve die Höhe von nur 0,1 mm und ist nicht mit einem Buchstaben angegeben worden.

b) Abweichungen der Grundform.

Es kommen viele *Abweichungen* von der oben reproduzierten Form vor. Abgesehen von pathologischen Verhältnissen muß man den Ableitungsstellen, der Körperhaltung, den Atembewegungen usw. Rechnung tragen. Und schließlich gibt es noch individuelle Verschiedenheiten, die durch die Lage des Herzens im Körper, durch den Weg, den die Kontraktionswelle durch den Herzmuskel nimmt, durch Größenverhältnisse zwischen verschiedenen Herzteilen gegenseitig und zwischen Herz und umgebenden Geweben bedingt sind.

¹⁾ Wenn wir es für irgendeine Kurve nicht nachdrücklich anders angeben, entspricht in allen nachfolgenden Abbildungen 1 Skalenteil der Abszissen einer Zeit von 0,04 Sek., während 1 Skalenteil der Ordinaten 10^{-4} Volt bedeutet.

e) Nähere Betrachtungen der einzelnen Zacken.

Die Vorkammerzacke *P* kann verschiedene Komplikationen zeigen, die im Kapitel über die Pathologie näher erörtert werden sollen. Unter normalen Verhältnissen erscheint sie oft gespalten und unter gewissen Umständen, namentlich in Fällen von vollständiger Allorhythmie, kann man im menschlichen Ekg eine Andeutung derjenigen Form finden, die man bei der unmittelbaren Ableitung

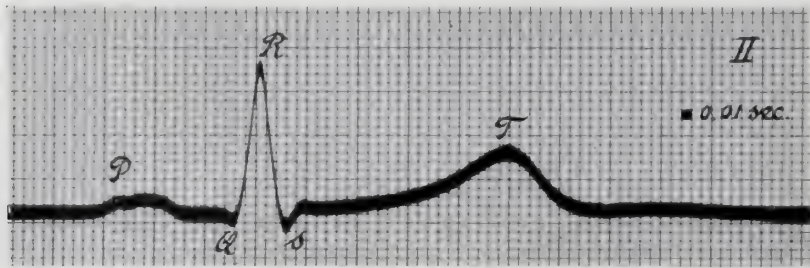


Abb. 205. Komplizierte *P*-Zacke. Absz. 1 Sk. = 0,01 Sek.

des Frosch- oder Schildkrötenvorhofes erhält und die meines Wissens zum ersten Male von NELLY C. BAKKER beschrieben worden ist. Es folgt dann der ersten Erhebung *P*, eine schwache Nachschwankung, die mit der *T*-Zacke des Ventrikel-Egs vergleichbar ist: HERING hat sie *T_a*-Zacke genannt. Wir verweisen für die Literatur auf eine Abhandlung von ONO und ISHIHARA¹⁾ und geben in Abb. 206

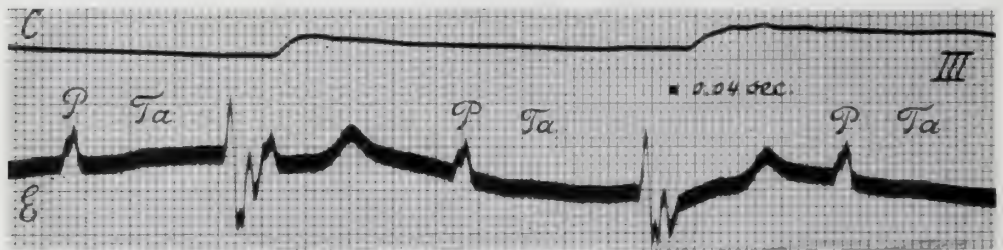


Abb. 206. STOKES-ADAMSche Krankheit mit positiver *T_a*-Zacke.

ein Beispiel, in welchem die *T_a*-Zacke positiv, und in Abb. 207, in welchem sie negativ ist. Man vergleiche auch die Kurven der STOKES-ADAMSchen Krankheit (s. S. 845).

Von den Zacken *Q*, *R* und *S* fehlt bald *Q*, bald *S*. Bald fehlen die beiden Zacken zusammen, während auch oft eine derselben so stark entwickelt ist,

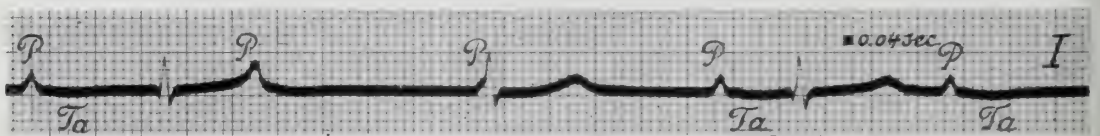


Abb. 207. STOKES-ADAMSche Krankheit mit negativer *T_a*-Zacke.

daß man darüber in Zweifel ist, ob man es mit einer Kombination von *Q* und *R* oder mit einer von *R* und *S* zu tun hat. Am besten spricht man dann von einer *QRS*-Gruppe.

¹⁾ ONO, S. u. M. ISHIHARA: Über die *T_a*-Zacke des Vorhofelektrogramms. Mitt. a. d. med. Fakult. d. kaiserl. Kyushu-Univ. Bd. 6, S. 325. 1922.

In den untenstehenden Abbildungen reproduzieren wir einige Beispiele von Ekgen normaler Herzen, worin namentlich die Verschiedenheiten in der Form der *QRS*-Gruppe hervortreten.

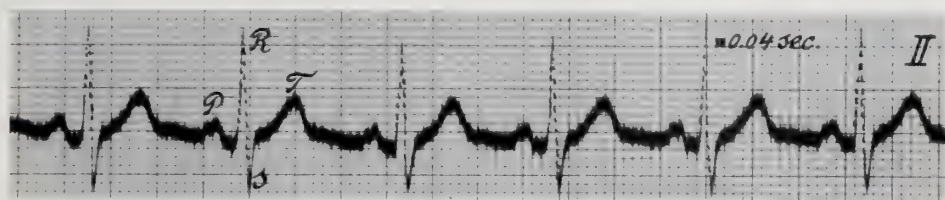


Abb. 208. Die *Q*-Zacke fehlt.

In Abb. 208 sehen wir keine *Q*-Zacke, während die *S*-Zacke stark entwickelt ist.

Das Nichtvorhandensein von *S* kommt sehr oft vor. Wir weisen als Beispiel nur auf Abb. 209 hin, während wir verschiedene Beispiele geben könnten dafür, daß die beiden Zacken *Q* und *S* gleichzeitig fehlen. Schließlich reproduzieren

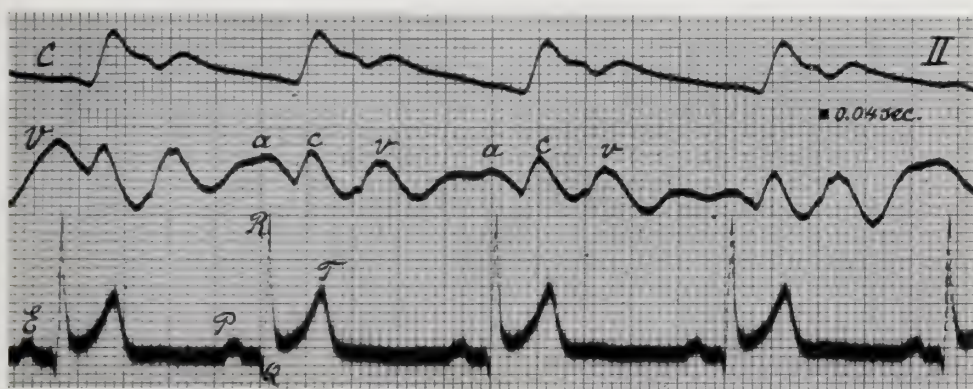


Abb. 209. Keine *S*-Zacke. *C* Carotispuls; *V* Venenpuls; *E* Ekg.

wir in Abb. 210 eine der vielen Kurven, in denen die Gruppe *QRS* derart von der angenommenen Grundform abweicht, daß die drei einzelnen Zacken nicht oder nur schwierig wiedererkannt werden können. Man sieht anstatt der gewöhnlichen Form 4 Zacken, von denen 2 aufwärts und 2 abwärts gerichtet sind.

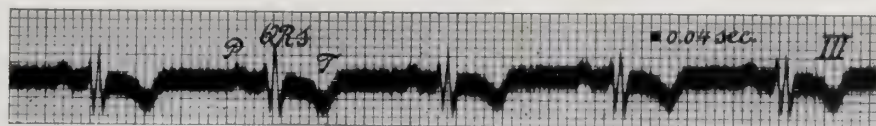


Abb. 210. Verwickelte *QRS*-Gruppe.

Die Zacke *T* hat in allen Ekg, in welchen sie einfach und positiv ist, eine eigentümliche Form, und zwar ist der anakrote Teil weniger steil als der katakrote. Eine derartig gebildete Zacke kommt weder im Sphygmogramm noch im Myogramm, noch — insofern mir bekannt ist — in einer anderen physiologischen Kurve vor. Bei der Anwendung verschiedener Stromableitungen findet man oft, daß *T* im Ekg fehlt oder daß diese Zacke negativ ist. Wir kommen später darauf zurück und verweisen hier nur auf die obenstehenden Abbildungen, welche alle mit Ausnahme von Abb. 210 eine einfache positive Zacke *T* besitzen.

Der Kurventeil, welcher der Zacke *T* folgt, ist oft gerade und liegt bald auf demselben, bald auf einem anderen Niveau, wie die kurze Strecke zwischen *P* und *QRS*. Sehr oft folgt dem *T* aber noch eine neue, zwar niedrige, aber doch unverkennbare Zacke *U*. Als Beispiel reproduzieren wir die untenstehende Abb. 211, die von einem kräftigen 37 jährigen Sportsmann herrührt. Die *U*-Zacke

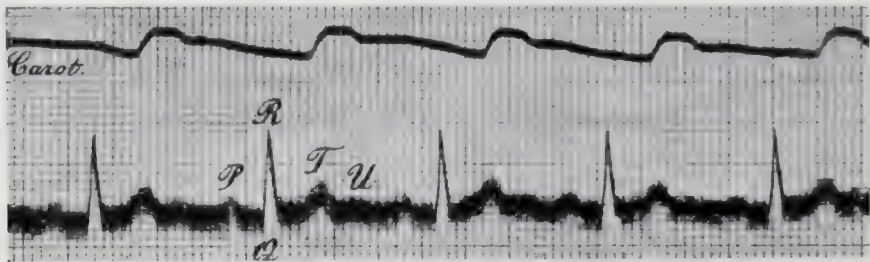


Abb. 211. Sportsmann mit deutlicher *U*-Zacke.

kommt bei vielen Personen mit einem normalen, gesunden Herzen vor, während sie unter pathologischen Verhältnissen eine ziemliche Höhe erreichen kann.

Ein ausführliches Studium dieser Zacke ist von LEWIS und GILDER unternommen worden¹⁾. Diese Forscher geben an, daß sie bei einer Untersuchung von 49 Menschen bei Ableitung I 32 mal und bei Ableitung II 44 mal das Vorhandensein einer *U*-Zacke konstatieren konnten, während diese Zacke bei Ableitung III unter 30 Menschen 14 mal vorhanden war.

Analysiert man die Ekg genauer, so kann man nahezu für jede Person eine charakteristische Form der Kurve feststellen, die, abgesehen von besonderen Umständen, ihre Eigentümlichkeit während vieler Jahre beibehält.

Obleich wohl niemand das Ekg als *polizeiliches Erkennungsmittel* verwenden möchte, ist doch die Konstanz der Kurve innerhalb gewisser Grenzen ganz merkwürdig, so daß es oft ohne große Übung gelingt, eine Anzahl von Personen mit Hilfe ihrer Ekg zu erkennen.

Selbstverständlich ist die Konstanz des Ekg nicht absolut und es ist klar, daß z. B. beim ungleichen Wachstum des Körpers und des Herzens, bei senilen Veränderungen und namentlich unter dem Einfluß von Krankheiten die Form des Ekg Veränderungen erfahren muß. Aber sogar bei Herzkrankheiten ist die Konstanz der Kurven oft auffallend, wie sowohl LEWIS als SAMOJLOFF²⁾ bei den von ihnen untersuchten Patienten haben feststellen können.

B. Bei den Wirbeltieren.

Die Ekg der Wirbeltiere gleichen, insofern sie untersucht worden sind, in vieler Beziehung denen der Menschen. In untenstehenden Abbildungen reproduzieren wir beispielsweise die Ekg des Hundes (Abb. 212), des Pferdes (Abb. 213), der Maus (Abb. 214), der Taube (Abb. 215) und der Schildkröte (Abb. 216).

Bei der Beurteilung der Form muß man dem Umstand Rechnung tragen, daß bei den meisten Tieren die anatomische Achse des Herzens mehr mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt als beim Menschen, und daß also bei der Vergleichung auf die Wahl der Ableitungsstellen besonders geachtet werden muß. Übrigens kommen bei den Tieren die gleichen Abweichungen vor in der

¹⁾ LEWIS, TH. u. M. D. D. GILDER: The human electrocardiogram a preliminary investigation of etc. Philosoph. transact. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 202, S. 351. 1912.

²⁾ SAMOJLOFF, A. u. M. STESHINSKY: Über die Vorhoferhebung des Elektrokardiogramms bei Mitralstenose. Münch. med. Wochenschr. Jg. 56, Nr. 38, S. 1942. 1909.

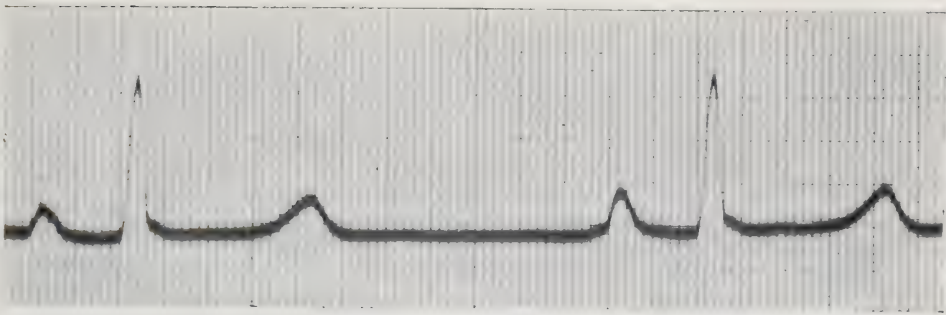


Abb. 212. Hund, Abl. II, Absz. 1 Sk. = 0,01 Sek.

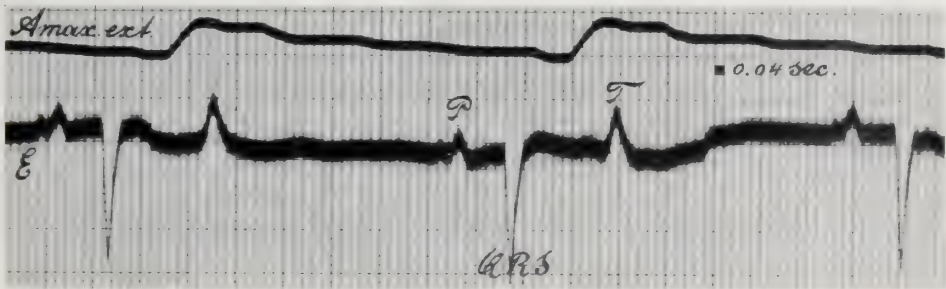


Abb. 213. Pferd. Komplizierte P-Zacke. Abl. vom linken Widerrist und dem Bauche.

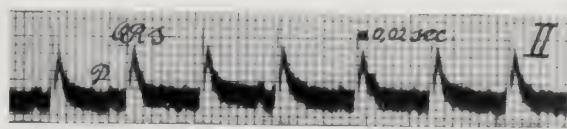


Abb. 214. Maus. Absz. 1 Sk. = 0,02 Sek. Abl. II.

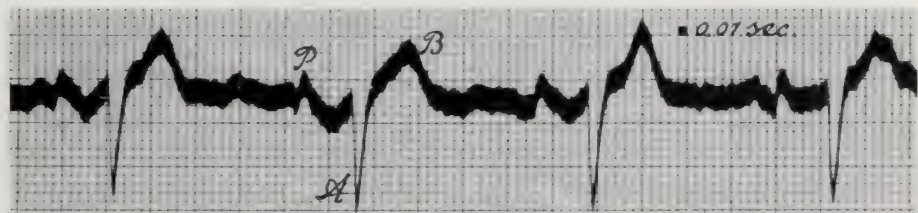


Abb. 215. Taube. Ableitung von dem Schnabel und den Füßen. Komplizierte T-Zacke. Aberrierende Systolen.

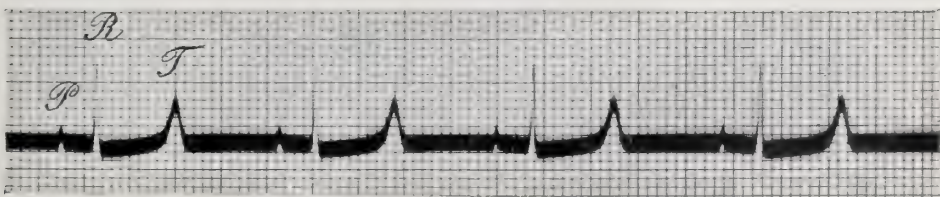


Abb. 216. Schildkröte. Absz. 1 Sk. = 0,1 Sek. Ableitung s. den Text.

P-Zacke, der QRS-Gruppe und der T-Zacke, wie wir sie oben beim Menschen beschrieben haben.

Beim Pferde hat P fast immer eine komplizierte Form. Beim Hunde ist die QRS-Gruppe oft sehr scharf und die T-Zacke negativ. Bei der Schildkröte ist

die Entwicklung der wichtigsten Zacken *P*, *R* und *T* bedeutend viel träger als beim Menschen, was man im Zusammenhang mit der Trägheit aller Muskelzuckungen bei jener Tierart auch schon erwarten müßte.

Wie in den Unterschriften der Abbildungen ausführlicher angegeben worden ist, hat die Stromableitung bei den Säugern und der Taube von den unverletzten Körperteilen stattgefunden. Bei der Schildkröte wäre eine derartige Ableitung unzweckmäßig, da dabei nur verhältnismäßig kleine Potentialschwankungen auftreten würden. Die Kurve Abb. 216 wurde registriert, nachdem der Brustschild entfernt worden war. Das Versuchstier lag auf dem Rücken, während das Herz sich noch unverletzt im Perikardium befand. Eine Elektrode war kranial, die andere kaudal vom Herzen angelegt. Keine von beiden war unmittelbar mit dem Herzen in Berührung.

Vom Frosch kann man auf ähnliche Weise ähnliche Kurven erhalten. Legt man die Elektroden direkt an ein isoliertes Herz, so ist die Form der Kurve durch die Stellen am Herzen bedingt, von welchen der Strom abgeleitet wird. Da die Temperatur, die Feuchtigkeitsverhältnisse und die nicht immer vermeidlichen Verletzungen den Weg, den die Kontraktionswelle von Punkt zu Punkt durch den Herzmuskel nimmt, beeinflussen, hat man besonders bei der Untersuchung am isolierten Herzen auf diese Momente zu achten.

C. Bei wirbellosen Tieren.

Die Ekg vieler wirbelloser Tiere sind von PAUL HOFFMANN¹⁾ untersucht worden. Er gibt an, daß das Herz der Cephalopoden die gleiche Kontraktionsart wie das der Vertebraten hat, während das von *Aplysia* sich peristaltisch zusammenzieht, und sich das Herz einiger Arthropoden wie *Limulus*, *Maja*, *Astacus* normalerweise in der Form eines Tetanus kontrahiert.

IV. Verschiedene Einflüsse, welche die Form des Ekg bedingen. Richtung und manifeste Größe der Potentialschwankungen im Herzen.

1. Der Einfluß der Stellen, von denen der Strom abgeleitet wird.

A. Die allgemein üblichen Stromableitungen.

Wir behandeln hier als Ableitungsstellen nur die Hände und Füße, die in verschiedener Kombination gewählt werden können. Da die Stromableitung von den beiden Füßen nur Kurven mit sehr niedrigen Spitzen liefert (vgl. Abb. 217),

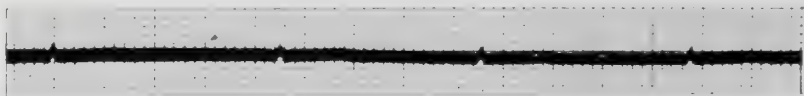


Abb. 217. Ableitung von den beiden Füßen.

kann man sie ohne Schaden bei der Untersuchung wegfallen lassen, und wenn man von nur einem Fuße ableitet, ist es selbstverständlich auch ziemlich gleichgültig, welchen man nimmt. Wir wählen immer den linken Fuß, und so bleiben

¹⁾ HOFFMANN, PAUL: Über Elektrokardiogramme von Evertrebraten. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1911, S. 135.

uns noch drei Arten von Stromableitungen übrig. Diese sind jetzt wohl allgemein bei der Untersuchung eines Kranken in der Klinik üblich geworden:

- I. in querer Richtung, von den beiden Händen;
- II. in schräger Richtung, von der rechten Hand und dem linken Fuß;
- III. in der Längsrichtung, von der linken Hand und dem linken Fuß.

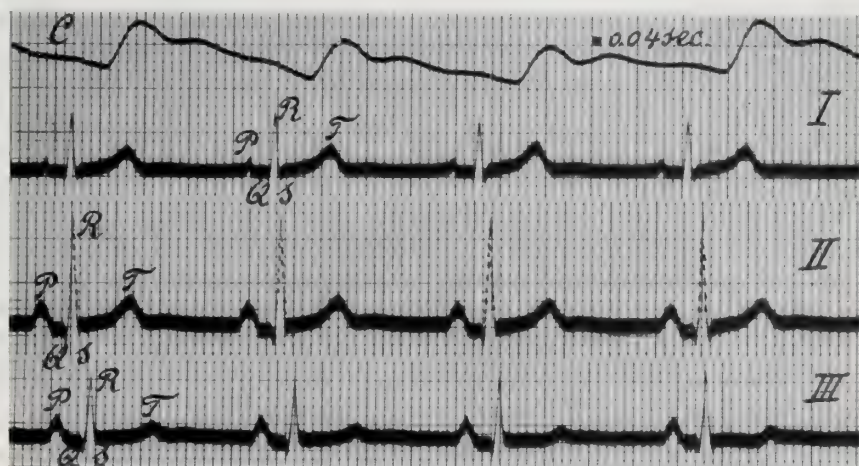


Abb. 218. *Ei.* Karotispuls und Ekg bei den drei Ableitungen.

Bei den Ableitungen II und III verbindet man jetzt immer und überall in der Welt das Meßinstrument so mit den Elektroden, daß eine Negativität der Hände in Beziehung zu den Füßen durch eine aufwärtsgerichtete Zacke an-

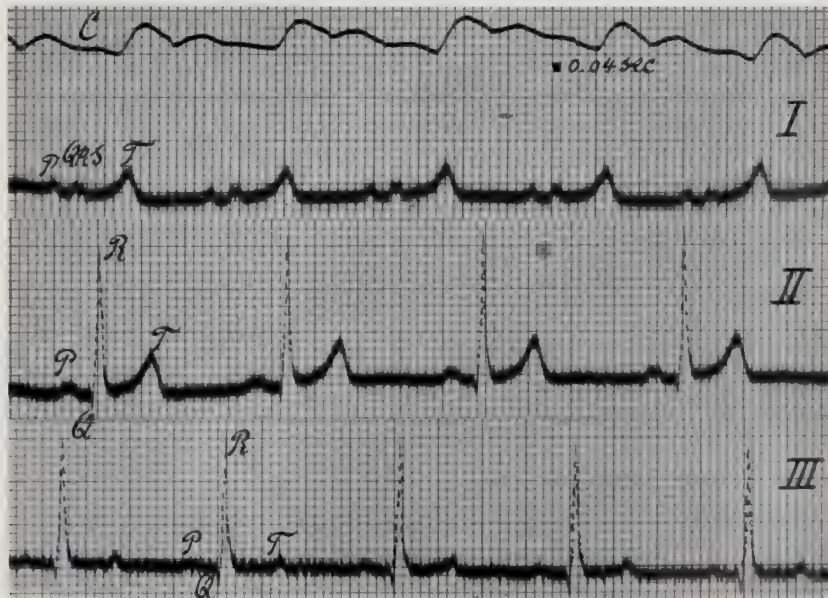


Abb. 219. *Wi.* Bei drei Ableitungen.

gedeutet wird, während bei Ableitung I die Zacke immer positiv, das heißt also nach oben gerichtet sein soll, wenn die rechte Hand negativ in bezug zur linken wird.

Während bei einigen Versuchspersonen die Formen der bei den drei Ableitungen erhaltenen Kurven einander einigermaßen ähnlich sind und die Zacken ziemlich gleichmäßig vergrößert oder verkleinert erscheinen, wie in Abb. 218,

findet man bei anderen Individuen große Verschiedenheiten. Zur Erläuterung bilden wir in der obenstehenden Abbildung die bei den drei Ableitungen erhaltenen Kurven von *Wi* ab und in Abb. 220 die Ekg von *Hu*, die bei den drei Ableitungen gleichzeitig registriert worden sind.

Man sieht in der Abb. 219, wie sehr die *QRS*-Gruppe der Ableitung I von derjenigen der Ableitungen II und III verschieden ist. In Abb. 220 ist *QRS*_{III} negativ, während *QRS*_I und *QRS*_{II} positiv sind.



Abb. 220. *Hu.* — Drei Ableitungen gleichzeitig.

Unter normalen Verhältnissen findet man die *P*, *R* und *T*-Zacken sowohl beim Menschen wie bei den übrigen Wirbeltieren bei Ableitung II am größten. Die *T*-Zacke ist bei Ableitung III oft niedrig, wird fast verschwindend klein und ist bisweilen negativ (vgl. Abb. 221). *P* ist gewöhnlich bei Ableitung I am kleinsten.

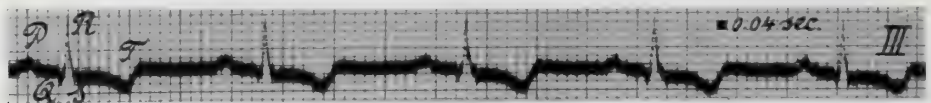


Abb. 221. *Va.* Abl. III. Negative *T*.

In der Pathologie kommen bei gewissen Krankheiten ganz bestimmte Formen von Ekg vor, die wir nachher noch ausführlich behandeln müssen und die Zacken zeigen, welche bei den Ableitungen I und III entgegengesetzt gerichtet sind.

Selbstverständlich muß zwischen den bei den drei verschiedenen Ableitungsarten von derselben Person erhaltenen Elektrokardiogrammen ein enger Zusammenhang bestehen, und zwar derart, daß man immer, sobald zwei Formen bekannt sind, die dritte daraus berechnen kann. Muß doch der bei Ableitung II (von der rechten Hand und dem linken Fuß) und Ableitung I (von der rechten und der linken Hand) sich zeigende Spannungsunterschied gleich sein der elektri-

schen Spannung der Ableitung III (von der linken Hand und dem linken Fuß), was sich folgendermaßen kurz formulieren läßt:

Ableitung II — Ableitung I = Ableitung III.

Diese Formel kann aber nur Gültigkeit haben, wenn der durch das Galvanometer fließende Strom entweder keinen oder wenigstens einen verhältnismäßig kleinen Einfluß auf die an den Extremitäten vorhandene Spannung ausübt. Und dies trifft nur zu, wenn man ein geeignetes Meßinstrument gebraucht, welches das Vorhandensein eines großen Widerstandes im Kreise zuläßt. Der Oszillograph und das Spulengalvanometer sind zu dem Zwecke ungeeignet.

Bei oberflächlicher Betrachtung vieler Kurven scheint jedoch, auch wenn sie mit einem geeigneten Saitengalvanometer geschrieben worden sind, einiger

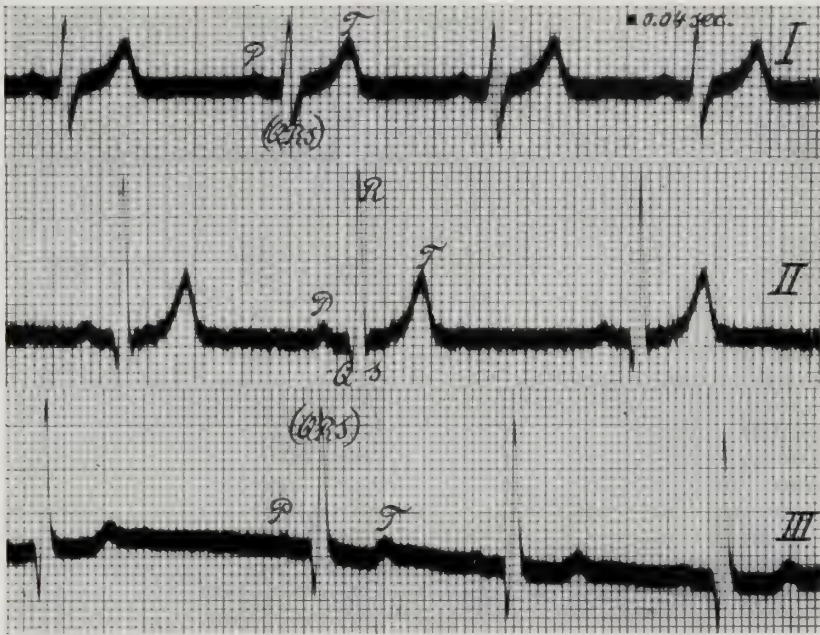


Abb. 222. *Fl.* bei drei Ableitungen.

Zweifel an der praktischen Gültigkeit der Formel auftauchen zu können. Dies bezieht sich namentlich auf solche Ekg, die bei den drei Ableitungen große Verschiedenheiten der Form aufweisen. Man vergleiche z. B. die vorstehenden Kurven von *Fl.* (s. Abb. 222).

Derartige Kurven erwecken in ihrem gegenseitigen Zusammenhang einen falschen Eindruck durch den Umstand, daß oft die Zacken, die wir mit den gleichen Buchstaben anzudeuten gewohnt sind, nicht in identische Phasen einer Herzperiode fallen. Man kann das auf verschiedenen Wegen beweisen, unter anderem dadurch, daß man die Abstände zwischen den Spitzen *P*, *R* und *T* in der Kurve bei Ableitung I mit den entsprechenden Abständen in den Kurven bei Ableitung II und Ableitung III vergleicht. Es zeigt sich dann, daß die erwähnten Spitzen bei Ableitung I gewöhnlich näher aneinanderstehen.

In der Regel fängt das Kammer-Eg bei Ableitung II und III etwas früher an als bei Ableitung I und wird die Spitze von *R_I* etwas eher gebildet als die Spitzen von *R_{II}* und *R_{III}*. Als Beispiel geben wir in Abb. 223 die *QRS*-Gruppe der letztabgebildeten Ekg von *Fl.* schematisch in einem und demselben Koordinatensystem wieder. Bei der Konstruktion sind deuthlichkeitshalber die

B. Richtung und manifeste Größe der Potentialschwankungen im menschlichen Herzen.

Wie wird man aus den Kurven, die bei den drei Stromableitungen aufgenommen sind, die wirkliche Richtung der Potentialunterschiede im Körper kennen lernen?¹⁾

Wenn man diese Frage zu beantworten sucht, so kommt man am einfachsten zum Ziel, wenn man zunächst den menschlichen Körper schematisiert. Als besonders zweckmäßig darf die Anwendung des folgenden Schemas — das wohl als das Schema des gleichseitigen Dreiecks bezeichnet werden darf — empfohlen werden. Hierin wird der menschliche Körper durch eine flache, homogene Platte von der Form eines gleichseitigen Dreiecks RLF (s. Abb. 224) vorgestellt. Der Strom wird von den Ecken zum Galvanometer abgeleitet. R entspricht dem rechten, L dem linken Arme, während F das Potential beider Füße angibt. Eine Ableitung von R und L entspricht also der Ableitung I, von R und F der Ableitung II und von L und F der Ableitung III.

Ein kleiner Fleck H in der Mitte des Dreiecks stellt das Herz vor. Wir nehmen an, daß in einem bestimmten Momente die Potentialunterschiede im Herzen so verteilt sind, daß ihre Resultierende die Richtung des in der Abbildung angegebenen Pfeiles hat. Eine Stromableitung vom Herzen in dieser Richtung weist dann einen maximalen Potentialunterschied auf, und zwar so, daß in der Richtung der Pfeilspitze das Herz positiv, in der entgegengesetzten Richtung negativ ist.

Wir können uns die Sache auch so vorstellen, daß zwischen zwei nahe beieinanderliegenden Punkten des kleinen Fleckes H ein Potentialunterschied entwickelt wird. Der in der Abbildung gezeichnete Pfeil fällt dann mit der Linie zusammen, welche beide Punkte vereinigt und die Richtung des maximalen Potentialunterschiedes im Herzen angibt. Der Abstand der Punkte ist, verglichen mit der Länge einer Seite des Dreiecks, sehr klein.

Der Winkel, den der Pfeil mit der Seite RL bildet, wird α genannt und positiv berechnet, wenn der Pfeil im Sinne des Uhrzeigers, negativ, wenn er in der entgegengesetzten Richtung gedreht ist. Bei dieser Bestimmung wird der Standpunkt eines Beobachters eingenommen, der die vordere Brustwand der Versuchsperson betrachtet.

Das Schema des gleichseitigen Dreiecks gibt nicht nur die Richtung der Potentialunterschiede an, sondern es setzt uns auch in den Stand, eine Vergleichung zwischen ihren Größen zu machen, so wie dieselben im Herzen selbst

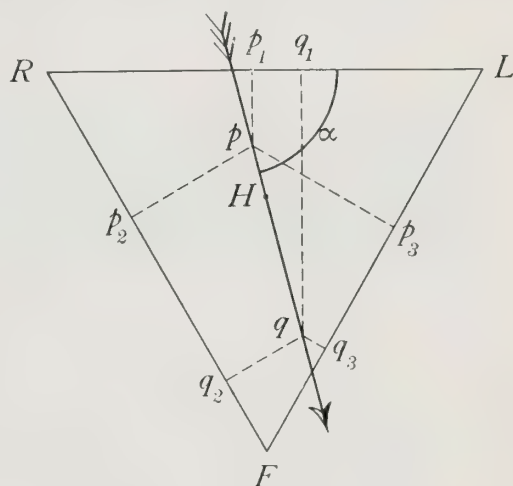


Abb. 224. Schema des gleichseitigen Dreiecks. R entspricht der rechten, L der linken Hand und F den beiden Füßen. Das Herz H befindet sich im Mittelpunkt. Der Pfeil gibt die Richtung des Potentialunterschiedes im Herzen an. $\alpha = 76^\circ$.

¹⁾ EINTHOVEN, W., G. FAHR u. A. DE WAART: Über die Richtung und die manifeste Größe der Potentialschwankungen im menschlichen Herzen und über den Einfluß der Herzlage auf die Form des Elektrokardiogramms. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 275. 1913.

vorhanden sind. Zur Verdeutlichung können wir eine Bezeichnung: „den manifesten Potentialunterschied im Herzen“, einführen, und wenn bestimmte Zacken, z. B. P , R oder T zur Sprache kommen, dieselben mit den Zeichen P_m , R_m , T_m andeuten. Mit diesen Zeichen werden dann die manifesten Werte jener Zacken gemeint.

Wir definieren den manifesten Potentialunterschied im Herzen als die Größe, die sich bei einer der drei Stromableitungen ergibt, sobald die Stromrichtung zwischen den Ableitungsstellen mit der Richtung des resultierenden Potentialunterschiedes im Herzen übereinstimmt. Dabei wird nur den Potentialunterschieden in der Frontalfläche Rechnung getragen.

Nehmen wir an, daß ein gegebener Potentialunterschied im Herzen die Zacken T_I , T_{II} und T_{III} hervorruft und daß die Stromrichtung im Schema durch einen der Seite RL parallelen Pfeil vorgestellt wird (s. Abb. 225), so ist

T_I die größte der drei Zacken, während T_{II} und T_{III} die halbe Größe von T_I erreichen. Unter diesen Umständen ist $T_m = T_I$.

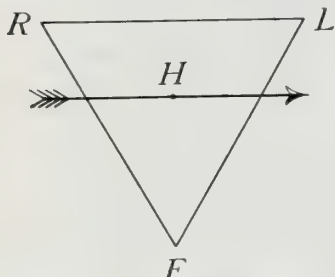


Abb. 225. Erklärung der Abbildung s. Abb. 224. $\alpha = 0^\circ$.

Die manifeste Größe einer Zacke kann immer aus der Höhe der registrierten Zacken berechnet werden und kann also immer im absoluten Maße, z. B. in Zehnteln eines Millivolts, wiedergegeben werden. Die Berechnung wird ebenso wie diejenige des Winkels α leicht und schnell ausgeführt¹⁾: Wenn man bei seinen Messungen genötigt ist, Kurven zu benutzen, die nacheinander registriert worden sind, so stößt man auf Schwierigkeiten. Haben die Kur-

ven eine komplizierte Form, so ist es oft nicht leicht, die identischen Phasen der bei den verschiedenen Ableitungen registrierten Herzperioden anzugeben.

Außerdem ist eine Herzkontraktion nicht vollkommen der anderen gleich. Bei oberflächlicher Betrachtung scheinen die Ekg einer gleichen Reihe einander wohl so sehr ähnlich zu sein, daß man eine Periode für einen Abdruck der anderen halten könnte; aber bei der Messung treten zahlreiche kleine Unterschiede an den Tag, die einer genauen Berechnung der Richtung und der manifesten Größe des Potentialunterschiedes im Wege stehen. All diese Schwierigkeiten verschwinden, wenn man das Ekg bei den drei Ableitungen gleichzeitig registriert.

Die Methode hat, wie wir in einem anderen Abschnitt ausführen werden, einen bestimmten klinischen Wert, denn die praktische Elektrokardiographie hat nicht das Ziel, die zwischen den beiden Händen oder zwischen einer Hand und einem Fuße vorhandenen Potentialunterschiede kennen zu lernen, sondern eine Einsicht in die Tätigkeit des Herzens selbst zu erhalten.

Man nennt den in Abb. 224 und 225 angegebenen Pfeil wohl die elektrische Achse des Herzens, die aber nicht mit seiner anatomischen Achse zusammenfällt.

2. Allgemeines über die Lageveränderungen des Herzens.

Die Herzlage beeinflusst die Form des Ekg. Es ist uns jedoch bei der elektrokardiographischen Untersuchung hauptsächlich darum zu tun, die Tätigkeit des Herzens besser zu ermitteln, und man sieht leicht ein, daß, wenn schon durch eine Lageabweichung dieses Organs eine Veränderung in der Form der Kurve hervorgerufen wird, eine Schwierigkeit entstehen muß, aus dieser Form über die Tätigkeit des Herzens zu urteilen.

¹⁾ Für Näheres über die Berechnungen und die Anwendung der Methode verweisen wir auf den schon zitierten Aufsatz in Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 275. 1913 und auf die ausführliche Zahlentafel ebenda Bd. 164, S. 167. 1916.

Diese Schwierigkeit kann am besten gelöst werden, wenn man den Einfluß der Lage vorher genau kennengelernt hat.

Aus dem Schema des gleichseitigen Dreiecks geht unmittelbar hervor, daß eine sich selbst parallele Verschiebung des Herzens, wie sie z. B. durch Pleura- oder Lungenerkrankungen erzeugt wird, nur einen geringen Einfluß auf die Form des Ekg ausüben kann, während eine kleine Drehung des Herzens um die sagittale Achse, wie sie z. B. durch eine tiefere Atembewegung erzielt wird, schon genügt, um die Form und Höhe der verschiedenen Zacken der Kurven merklich zu verändern.

Das einfachste und zugleich schlagendste Beispiel von dem Einflusse der Lageveränderung auf die Form des Ekg wird durch einen Fall von Situs inversus viscerum geliefert. Schon WALLER hat derartige Fälle untersucht, und nach ihm sind noch viele andere publiziert worden. Abb. 226 ist eine Kurve, die wir bei Ableitung I von einem 7jährigen Knaben mit Situs inversus aufnahmen.

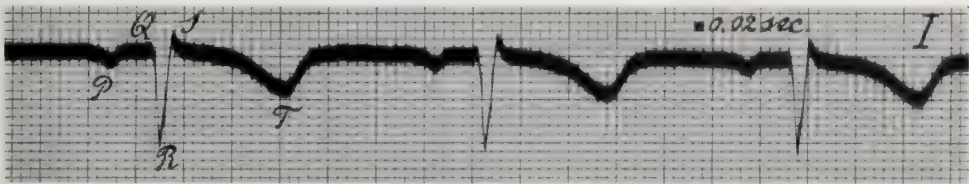


Abb. 226. Ein Fall von Situs inversus Viscerum bei Ableitung I. Absz. 1 Sk. = 0,02 Sek.

Man sieht sofort, daß die Zacken der Kurve, verglichen mit denjenigen eines normalen Ekg, umgekehrt sind. Vertauscht man bei der Stromableitung die rechte und linke Hand des Knaben, so entsteht eine Kurve, die nicht von einem normalen Ekg unterschieden werden kann.

Es kann klinisch wichtig sein, einen Situs inversus¹⁾ oder auch eine Drehung der Herzachse, so wie sie z. B. bei exsudativer Perikarditis²⁾ vorkommt, beim Kranken zu konstatieren.

Ein Situs inversus kann gewöhnlich schon beim ersten Blick auf die Ekge erkannt werden, die mit den drei üblichen Ableitungen gewonnen worden sind. In einem typischen Falle, d. h. bei einem Situs inversus eines so gut wie normalen Herzens, bei welchem die elektrischen Stromschwankungen die gewöhnlichen, oft vorkommenden Formen zeigen, sind in Ableitung I, die *P*-Zacke, die *QRS*-Gruppe und die *T*-Zacke, die sonst positiv sind, alle negativ. Die Ableitung II zeigt die Eigentümlichkeiten, durch welche bei normaler Lage die Ableitung III in den meisten Fällen gekennzeichnet ist — eine kleinere *QRS*-Gruppe als bei Ableitung II und eine niedrige, oft negative *T*-Zacke —, während bei Ableitung III die gewöhnliche Form der Ableitung II gefunden wird: hohe *P*-, *QRS*- und *T*-Zacken.

Wünscht man sich nicht mit einer kurzen Betrachtung der Kurve zu begnügen, sondern seine Schlüsse aus den Zahlenwerten zu ziehen, die durch Messung und Berechnung erhalten werden können, so kann man die Methode des gleichseitigen Dreiecks³⁾ anwenden und die Richtung bestimmen, welche die Potentialunterschiede im Herzen selbst annehmen.

¹⁾ GORTER, E.: Sur la dextrocardie. — EINTHOVEN, W.: La détermination de l'axe électrique du coeur. Acta paediatrica Bd. 4, S. 125. 1925.

²⁾ TOTANI, G., S. OKADA u. Y. SHIMA: On the Lie of the Heart in a case of Acute Pericarditis with Effusion. Journ. of oriental med. Bd. 1, S. 11. 1923.

³⁾ Siehe den vorangehenden Abschnitt IV, 1.

Ziehen wir eine Linie von der Mitte der Herzbasis nach der Herzspitze — die sog. anatomische Achse — und nehmen wir an, daß diese in normalen Verhältnissen mit der Horizontalen einen Winkel α von 60° bildet, so zeigen die Richtungen der Potentialunterschiede, daß sie beim Situs inversus um ungefähr 60° gedreht ist und ihr Winkel α also 120° erreicht.

Abgesehen von pathologischen Verhältnissen werden Lageveränderungen des Herzens durch veränderte Körperlage und namentlich durch die Atembewegungen bedingt.

3. Die Körperlage.

Es gibt gute Gründe anzunehmen, daß die wichtigsten Zacken des Kammer-Eg, *R* und *T*, durch Potentialunterschiede erzeugt werden, die in ungefähr frontalen Flächen des Herzens lokalisiert sind. Dies kann man durch das Verhalten der *S*-Zacke bei Ableitung I beweisen. Wenn eine Person erst horizontal auf ihrer linken Seite liegt und sich danach auf ihre rechte Seite wendet, tritt die auffallende Erscheinung zu-

tage, daß die *S*-Zacke, die bei der ersten Lage oft gar nicht vorhanden oder nur klein war, bei der Wendung des Körpers deutlich hervortritt und bisweilen eine erhebliche Höhe erreicht.

Als ein Beispiel von dem Hervortreten einer großen *S*-Zacke bei der Wendung des Körpers auf die rechte Seite

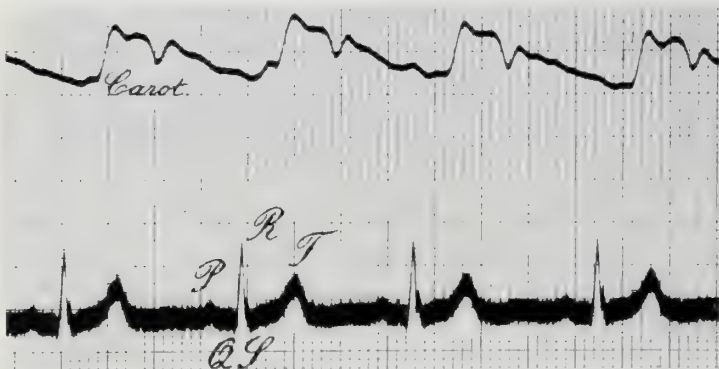


Abb. 227. *Fl.*, Ableitung I, auf der linken Seite liegend.

weisen wir auf die Abb. 227 und 228 hin, die beide bei Ableitung I aufgenommen sind. Abb. 227, die in linker Seitenlage registriert wurde, zeigt eine kleine *S*-Zacke, die fast vernachlässigt werden darf, während Abb. 228, die in rechter Seitenlage auf-

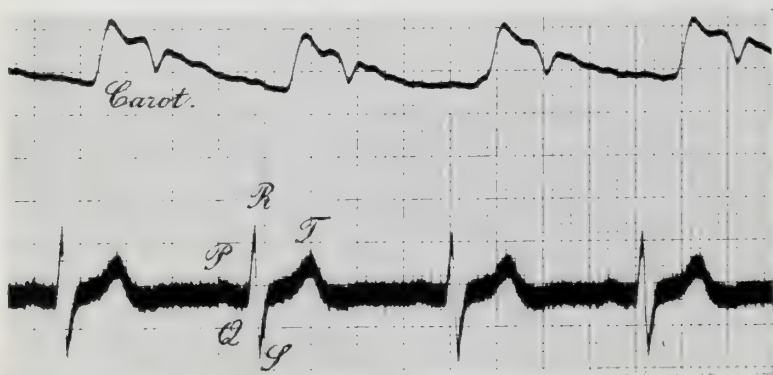


Abb. 228. Dieselbe Person bei derselben Ableitung, auf der rechten Seite liegend.

genommen wurde, eine so große *S*-Zacke zeigt, daß man geneigt ist, sich einigermaßen darüber zu wundern, daß beide Kurven von derselben Person bei derselben Ableitung und — mit Ausnahme der Körperlage — unter vollkommen gleichen Verhältnissen erhalten worden sind.

Die befriedigendste Lösung dieser bei oberflächlicher Betrachtung so rätselhaften Erscheinung wird wohl gefunden, wenn man annimmt, daß bei der Wendung des Körpers von der linken auf die rechte Seite das Herz im Thorax um die Längsachse des Körpers gedreht wird. Wenn im Herzen ein Potentialunterschied

vorhanden ist, der eine sagittale Richtung hat, so kann eine geringe Drehung des Herzens um die Längsachse des Körpers eine bedeutende Veränderung in der Größe der zugehörigen Zacke verursachen, und dies wird namentlich bei Ableitung I stark hervortreten. Falls der Potentialunterschied genau sagittal gerichtet ist, verschwindet die Zacke auch vollständig. Es ist wohl wahrscheinlich, daß durch diesen Umstand sowohl die großen Unterschiede der *S*-Zacke bei den verschiedenen Menschen als im allgemeinen ihre Inkonstanz erklärt werden müssen.

In den Abb. 227 und 228 bemerken wir, daß die Zacken *P*, *R* und *T* nahezu keine Veränderung erfahren. Wenn wir aus der enormen Modifikation der *S*-Zacke schließen, daß eine Drehung des Herzens um die Längsachse des Körpers stattgefunden hat, so müssen wir auch annehmen, daß die Zacken *P*, *R* und *T* in ungefähr frontalen Flächen oder besser in solchen Flächen erzeugt werden, die mit der sagittalen Fläche relativ große Winkel bilden. Denn auf diese Weise kann ihre geringe Veränderlichkeit unter diesen Umständen am einfachsten erklärt werden.

Bei 6 von 11 untersuchten Personen wurde die Zacke S_1 größer, sobald der Körper von der linken auf die rechte Seite gewendet wurde. Bei drei Versuchspersonen fehlte S_1 in beiden Körperlagen, und bei den zwei übrigen behielt diese Zacke dieselbe Größe.

Wenn wir die Ekge miteinander vergleichen, die von Menschen erhalten werden, welche nacheinander auf dem Rücken und auf dem Bauche liegen, so zeigt sich, daß bei der Wendung auf den Bauch das Herz sich um eine sagittale Achse im selben Sinne wie bei der Ausatmung dreht. Zehn darauf untersuchte Personen zeigten diese Drehung ohne Ausnahme. Auch konnte mittels des Verhaltens von S_1 eine geringe Drehung um die Längsachse des Körpers konstatiert werden.

Wir erwähnen jetzt noch die Unterschiede, die das Ekg zeigt, wenn eine Person in sitzender Haltung und beim Liegen auf dem Rücken untersucht wird. Bei zehn untersuchten Personen waren die Unterschiede im allgemeinen nur gering; bei einigen war es deutlich, daß das Herz in der Rückenlage in ähnlicher Weise um die sagittale Achse gedreht war wie bei der Einatmung, beim Sitzen wie bei der Ausatmung. Bei anderen waren diese Drehungen aber kaum bemerkbar.

Wenn ein Patient in der Klinik sitzend untersucht wird, so läßt man ihn sich gewöhnlich bequem im Stuhl zurücklehnen, während bei einem im Bette liegenden Kranken die Schultern auf einem etwas höheren Niveau liegen als das Becken. Auf diese Weise nähern sich die beiden Körperhaltungen einander, so daß der Unterschied zwischen den Ekg geringer wird und man in der Regel wohl ohne viel Bedenken die beim Liegen registrierten Kurven unmittelbar mit den beim Sitzen registrierten vergleichen darf.

4. Die Atembewegungen.

Die meisten Atembewegungen bei der Frau wie beim Mann sind zu einem kleineren oder größeren Teil diaphragmatisch und wenn das Zwerchfell rhythmisch eine hohe und niedrige Lage einnimmt, muß auch das Herz im Thorax sich rhythmisch drehen und verschieben.

Noch vor der Konstruktion des Saitengalvanometers demonstrierte schon SAMOJLOFF¹⁾ mit Hilfe des Kapillarelektrometers in seinen Vorlesungen, daß

¹⁾ SAMOJLOFF, A.: Elektrokardiogrammstudien. Hermanns Festschrift. Beitr. 'z. Physiol. u. Pathol., herausgeg. von OTTO WEISS, 1908, S. 171.

die verstärkte Respiration einen bedeutenden Einfluß auf die Größe der Hg-Ausschläge habe. Bei Ableitung I werden in der Phase der Expiration die Ausschläge größer, in der Phase der Inspiration kleiner.

Unter den zahlreichen anderen Forschern, die den Einfluß der Atembewegungen auf die Form des Ekg untersucht haben, erwähnen wir besonders VAANDRAGER¹⁾, KAHN²⁾ und GRAU³⁾.

Bei vielen Individuen ist der Einfluß der gewöhnlichen normalen Respiration auf die Form des Ekg kaum bemerkbar, und bisweilen sieht man, daß auch deutlich vertiefte Atembewegungen ohne nennenswerte Folgen bleiben. Ein Beispiel davon bildete ein Kranker, der in hohem Grade das CHEYNE-STOKESsche Phänomen zeigte⁴⁾.

Zeiten von oberflächlichen, kaum bemerkbaren Atembewegungen wechselten regelmäßig mit Zeiten ab, in denen der Kranke stark dyspnoisch war und tiefe, kräftige, frequente Atembewegungen machte. Die von diesem Patienten während der Zeit der Apnoe und der Dyspnoe erhaltenen Ekg waren nur wenig voneinander verschieden.

Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen treten bei anderen Menschen schon bei gewöhnlicher Atmung regelmäßige Veränderungen des Ekg auf, die denselben Rhythmus wie die Atembewegungen haben und daher aufs innigste mit diesen zusammenhängen müssen. Sind die Atembewegungen tief genug, so treten bei allen Individuen auffällige Veränderungen hervor.

Diese werden hauptsächlich durch zwei Ursachen hervorgerufen:

1. die durch die Zwerchfellbewegungen bedingte Lageveränderung des Herzens,
2. die Schwankungen des Vagustonus.

Wir behandeln in diesem Abschnitt nur die erste Ursache und reproduzieren in der untenstehenden Abbildung einige Beispiele von Ekg, die bei tiefen

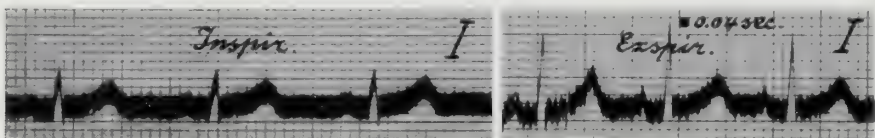


Abb. 229. Bak. Ableitung I. A und B sind Stücke einer und derselben kontinuierlichen photographischen Aufnahme. A während Einatmung; B während Ausatmung.

Atembewegungen aufgenommen worden sind. Bei allen von uns untersuchten Personen fielen die maximalen Veränderungen der QRS-Gruppe genau mit den äußersten Respirationslagen zusammen, was an und für sich schon auf den direkten Zusammenhang zwischen den elektromotorischen Erscheinungen des Herzens und den Atembewegungen hinweist.

Wendet man die Methode des gleichseitigen Dreiecks an, so findet man, daß das Herz durch den Hochstand des Zwerchfells eine Drehung um die sagittale Achse erfährt.

¹⁾ VAANDRAGER, B.: Inaug.-Dissert. Leiden 1907. Vgl. auch Weiteres über das Ekg. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 129, S. 291. 1909.

²⁾ KAHN, R. H.: Weitere Beiträge zur Kenntnis des Ekg. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 129, S. 291. 1909.

³⁾ GRAU, H.: Über die Bedeutung äußerer Momente für die Form der elektrokardiographischen Kurve. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23, Nr. 14. — GRAU, H.: Über den Einfluß der Herzlage auf die Form des Ekg. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 69, H. 3 u. 4.

⁴⁾ Vgl. Weiteres usw. a. a. O. S. 564.

Folgende Tabelle gibt die Zahlenwerte der *R*-Zacke einiger untersuchten Individuen an, bei denen ein mit dem Spirometer gemessener Luftwechsel von zwei Dritteln ihrer vitalen Kapazität bei der Respiration erzielt wurde.

Tabelle.

Versuchsperson		<i>R_I</i>	<i>R_{II}</i>	<i>R_{III}</i>	Richtung von <i>R</i> und Drehung bei der Expiration	Manifeste Größe von <i>R</i> in Zehnteln eines Millivolts <i>R_m</i>
		in Zehnteln eines Millivolts				
Bak.,	Inspir.	3,2	12,5	9,3	76° } —36°	13
	Exspir.	9,2	11,2	2,0	40° }	12
Bat.,	Inspir.	6,2	20,0	14,0	73° } —20°	20
	Exspir.	12,2	20,2	8,0	53° }	20
de Bl.,	Inspir.	6,0	26,0	20,0	77° } —12°	27
	Exspir.	11,0	26,0	15,0	65° }	26
Br.,	Inspir.	6,5	21,0	14,5	73° } —23°	21
	Exspir.	13,0	20,0	7,0	50° }	20

Man sieht aus den Zahlen der Tabelle, daß die Drehung des im Herzen vorhandenen resultierenden Potentialunterschiedes bei allen Versuchspersonen während der Atembewegung in gleichem Sinne stattfindet, daß aber, wie wohl zu erwarten war, die Größe dieser Drehung bei den verschiedenen Personen ungleich ist. Die Drehungen variieren von -12° bis -36° .

Die manifeste Größe von *R* bleibt innerhalb der Fehlergrenzen der Methode während der Respirationsbewegung bei einer und derselben Person unverändert, obgleich dieselbe bei den verschiedenen Personen große Unterschiede aufweist. Bei *Bak.* beträgt sie ungefähr 12,5, bei *de Bl.* ungefähr $26,5 \times 10^{-4}$ Volt. Die Unveränderlichkeit bei derselben Person kann als ein Zeugnis für die Tauglichkeit des angewendeten Schemas betrachtet werden.

Die *T*- und *P*-Zacken sind nicht geeignet, die durch die Atembewegungen bedingte Lageveränderung des Herzens rein nachzuweisen. Denn die Veränderungen, welche *T* und *P* während der Atembewegungen zeigen, haben zwei Ursachen, von denen die eine mit der Lageveränderung zusammenhängt, die andere aber durch die Schwankungen des Vagustonus bedingt wird.

5. Vagusreizung.

A. Elektrische Erscheinungen in den Vorhöfen.

Im Jahre 1887 beschrieb GASKELL¹⁾ einen merkwürdigen Versuch. Der linke Vorhof einer Schildkröte wird weg- und der rechte durchgeschnitten, so daß er von dem Sinus abgetrennt wird. Dabei soll jedoch die Verbindung des *N. vagus* am Halse mit dem rechten Vorhof unverletzt bleiben. In vielen Fällen steht unter diesen Umständen der rechte Vorhof einige Zeit still. Während er in Ruhe bleibt, lädiert man seine Spitze und bringt sie mit einer unpolarisierbaren Elektrode in Kontakt. Eine andere Elektrode setzt man auf seine unverletzte Oberfläche, und beide Elektroden verbindet man mit einem Galvanometer.

Während man den Demarkationsstrom am Galvanometer abliest, reizt man den *N. vagus* am Halse, und die Folge ist, daß der Ausschlag des Galvanometers sich vergrößert.

¹⁾ GASKELL, W. H.: Über die elektrischen Veränderungen, welche in dem ruhenden Herzmuskel die Reizung des Nervus vagus begleiten. Beitr. z. Physiol. 1887, S. 114, CARL LUDWIG gewidmet. Leipzig: F. C. W. Vogel.

An diese Erscheinung, die wir kurz den GASKELL-Effekt nennen wollen, kann man weittragende Betrachtungen knüpfen. Leitet man von einem Skelettmuskel einen Demarkationsstrom ab und reizt man den zum Muskel gehörigen Nerv, so beobachtet man die allgemein bekannte Erscheinung der negativen Schwankung: der Demarkationsstrom nimmt ab. Beim Schildkrötenvorhof ist jedoch die Schwankung positiv. Die hemmende Wirkung des Vagus und die reizende Wirkung eines motorischen Nerven haben also eine entgegengesetzte elektrische Reaktion. Erzeugt die Erregung einen dissimilatorischen Prozeß im Muskel, so würde nach GASKELL die Vagusreizung einen assimilatorischen Prozeß erzeugen. Und dieser letztere würde die Ursache der positiven Stromschwankung sein.

Der Schluß ist aber falsch. Ein nach GASKELL präpariertes Schildkrötenherz liegt noch teilweise auf dem aufgeschnittenen Perikardium. Dieses ist mit den die Körperhöhle von der Bauchseite bedeckenden Häuten verwachsen. Bei Vagusreizung verkleinern sich namentlich bei den Schildkröten die Lungen ausgiebig, was ein Wegsinken des Herzens und eine Dehnung des an einem Faden fixierten rechten Vorhofs zur Folge hat.

Diese Dehnung ist die Ursache der positiven Schwankung des Vorhofstromes. Man hat es nicht mit einem physiologischen Vorgang im Vorhofe, sondern mit einer einfachen mechanischen Dehnung dieses Organs und den notwendig damit verknüpften physischen Folgen zu tun¹⁾.

Untenstehende Abbildung kann das Gesagte erläutern.

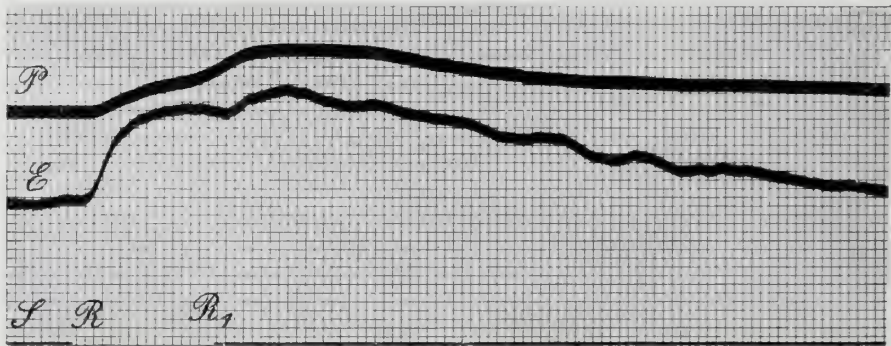


Abb. 230. Schildkröte, Gaskell-Präparat, Muscarin. *P* Kurve des auf den Lungen liegenden Perikardiums, *E* Elektroatriogramm, *S* Signal. Zwischen *R* und *R*₁ Vagusreizung. Absz. 1 Sk. = 2 Sek.; Ord. 1 Sk. = 7.7×10^{-6} Volt.

In der Abbildung ist der Demarkationsstrom des Vorhofs kompensiert und die Galvanometerverbindungen so angebracht worden, daß eine positive Stromschwankung — also eine Verstärkung des Demarkationsstroms — das Saitenbild aufwärts bewegt.

Die Kurve *E* gibt den Vorhofstrom an. *P* ist die Schattenlinie, die ein Hebel schreibt, der mittels eines schwach gespannten Fadens an einem Punkt des Perikardiums befestigt ist. Wenn das Herz sinkt, spannt sich der Faden stärker und verschiebt sich die schreibende Hebelspitze aufwärts.

Zwischen *R* und *R*₁ reizt man den peripheren Stumpf des rechten Vagus. Man beobachtet, daß die Kurven *E* und *P* ungefähr 3 oder 4 Sekunden nach dem Anfang der Reizung aufsteigen und einander so gut wie parallel verlaufen.

¹⁾ EINTHOVEN, W. u. A. C. A. RADEMAKER: Über die angebliche positive Stromschwankung in der Schildkrötenvorkammer bei Vagusreizung nebst Bemerkungen über den Zusammenhang zwischen Kontraktion und Aktionsstrom. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 166, S. 109. 1916.

Wenn die Versuchsbedingungen rationell gewählt werden, übt Vagusreizung auf den stillgesetzten Vorhof keinen Effekt aus.

Untersucht man die Erscheinungen, die schlagende Vorhöfe bei Vagusreizung zeigen, so findet man bei allen bis jetzt untersuchten Tieren, daß erstens, wie schon längst bekannt, die Frequenz sich verringert, und zweitens die Höhe der elektrischen Wellen sich verkleinert.

In den nachfolgenden Abbildungen sind die Ergebnisse einiger Versuche am Hunde wiedergegeben.

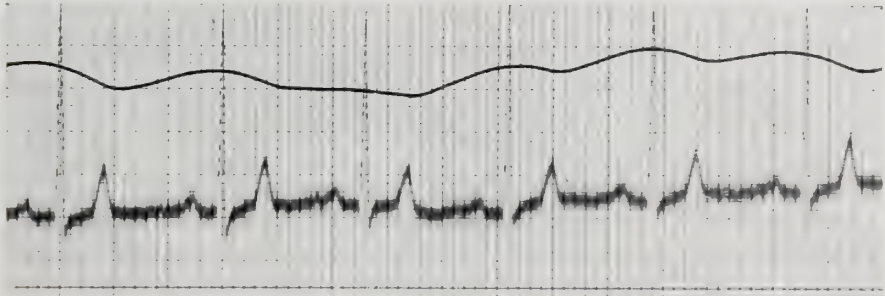


Abb. 231. Hund. Beide Vagi unversehrt. Blutdruck und Ekg. Ableitung II. Absz. 1 mm = 0,04 Sek. Ord. 1 mm = 10^{-4} Volt.

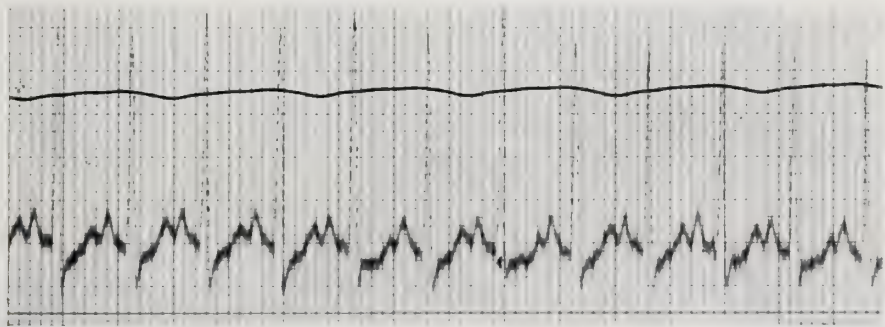


Abb. 232. Hund. Beide Vagi durchschnitten. Unmittelbar nach Abb. 231 aufgenommen. Die Frequenz hat zugenommen und die P-Zacke ist größer geworden.

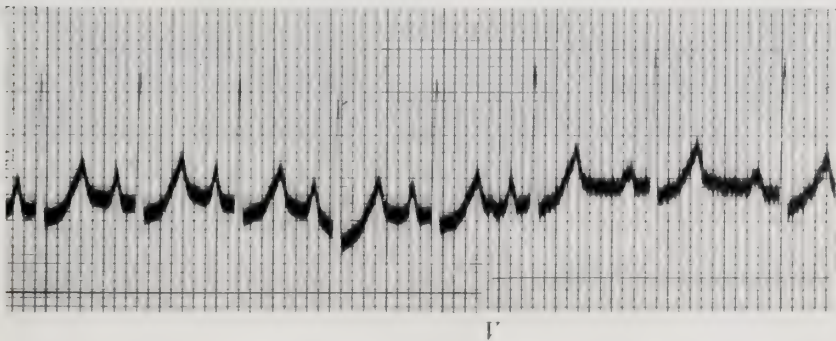


Abb. 233. Hund. Abl. II. Das Signal gibt bei I den Anfang schwacher Vagusreizung an.

Die Abb. 232 gibt die Folgen von Vagusdurchschneidung, Abb. 233 die Folgen von schwacher Vagusreizung, Abb. 234 die Folgen stärkerer Vagusreizung an.

Man sieht deutlich, daß nach Vagusdurchschneidung die *P*-Zacken bedeutend größer, bei Vagusreizung kleiner werden. Wird durch starke Vagusreizung das Herz zum Stillstand gebracht, so fangen einige Zeit nach Beendigung der Reizung die Vorhöfe an, ganz kleine elektrische Wellen zu erzeugen.

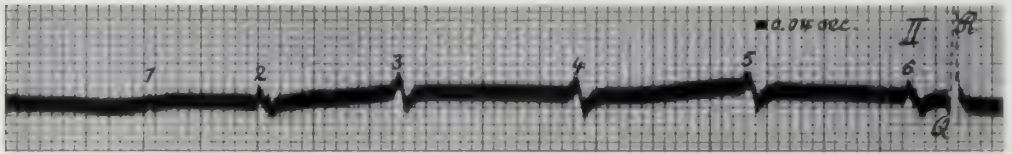


Abb. 234. Ekg des Hundes nach starker Vagusreizung. Die Vorhöfe fangen bei 1 an, sich schwach zu kontrahieren. Ihre Kontraktionen werden allmählich kräftiger, bis schließlich bei 6 ein normales Kammer-Eg auf die Vorkammersystole folgt. Absz. und Ord. wie in den vorhergehenden Abbildungen.

Die erste bei 1 in Abb. 234 ist kaum sichtbar; allmählich werden die *P*-Zacken größer, bis endlich auf ein *P* von fast normaler Höhe ein Kammerkomplex zum Vorschein kommt.

Die Abbildungen zeigen, daß durch Vagusreizung nicht nur die Größe, sondern auch die Form und die Dauer der *P*-Zacke eine Änderung erfahren. Die Dauer wird ein wenig verlängert, was dem Umstande zugeschrieben werden muß, daß die Reizleitung verzögert und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle verringert wird.

Zu gleicher Zeit wird die Dauer des Kontraktionszustandes, in den jeder kleine Abschnitt der Vorhofwand versetzt wird, verkürzt. Dies hat zur Folge, daß das Refraktärstadium verkürzt wird. Durch die Kombination der genannten Erscheinungen wird die Tatsache, daß Vagusreizung dem Auftreten von Vorhofflimmern förderlich ist, treffend erklärt.

B. Einfluß auf die Kammern.

Ganz anders wie mit den Vorhöfen steht es mit dem Einfluß des *Vagus* auf die Kammern. Bei den meisten Tieren kann man bei der üblichen indirekten Stromableitung kaum eine konstante, durch Vagusreizung hervorgerufene Veränderung konstatieren. Die einzige, die dafür in Betracht kommen könnte, ist vielleicht eine geringe Verlängerung der Dauer der Kammersystole. Wir fanden z. B. in einem Falle den Abstand zwischen den Spitzen *R* und *T* vor der Reizung 0,14 Sekunden, nach der Reizung 0,16 Sekunden. In einem anderen Falle vor der Reizung 0,185 Sekunden, nach der Reizung 0,20 Sekunden, glauben aber bezweifeln zu müssen, daß diese kleinen Zeitunterschiede als ein Beweis für den direkten Einfluß des *Vagus* auf den Kammernmuskel gelten darf, da ihr Betrag in gar keinem Zusammenhang mit der Stärke der Reizung steht. Sie könnten die Folgen des veränderten Blutstroms von den Vorhöfen nach den Kammern sein, oder durch die Wirkung des *Vagus* auf das Reizleitungssystem im Herzen bedingt werden.

Von den inkonstanten Veränderungen nennen wir an erster Stelle die Modifizierung der Spitze *T*. Ist diese Spitze vor der Vagusreizung aufwärts gerichtet, so kann sie nach der Reizung verkleinert oder sogar abwärts gerichtet sein. Ist sie schon vor der Reizung nach unten gerichtet, so kann sie danach vertieft sein. Diese vielfach vorkommenden aber inkonstanten Veränderungen müssen verschiedenen Nebenumständen zugeschrieben werden, und es liegt noch weniger Grund vor, sie als direkte Einflüsse des *Vagus* auf die Kammerwand zu betrachten.

In den meisten Fällen sieht man, daß die Kammern dem „Alles-oder-Nichts-gesetz“ auch in dem Sinne folgen, daß sie während oder nach Vagusreizung entweder stillstehen oder einen vollkommenen Kammerkomplex normaler Form und Größe hervorbringen. Dies bezieht sich insbesondere auf die Herzen der Säuger und der Schildkröte, während der Frosch sich anders verhält. Bei diesem Tiere wird oft sowohl die Kraft der Kammerkontraktion als die Form des Kammer-Eg durch Vagusreizung beeinflusst¹⁾.

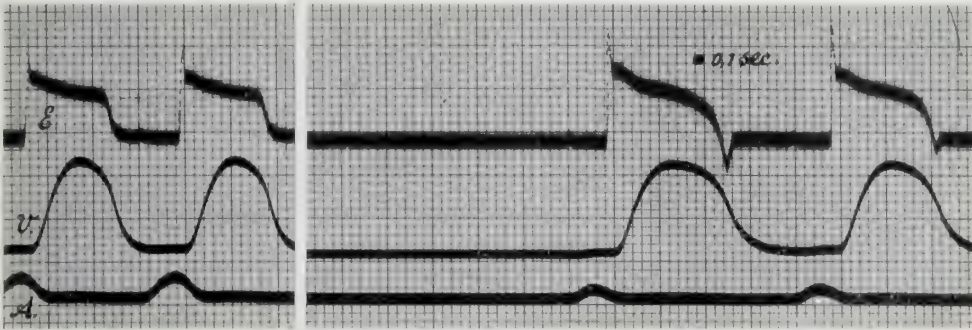


Abb. 235. Frosch, Vagusreizung. *E* Eg, *V* Mechanogramm des Ventrikels; *A* Mechanogramm des Vorhofs, 1. Teil vor, 2. Teil nach Vagusreizung. (Aufgenommen von VAN DER BIJL.)

Um eindeutige Kurven zu erhalten, ist es notwendig, durch Verletzung der Herzspitze soweit wie möglich monophasische Aktionsströme hervorzurufen.

In Abb. 235 ist ersichtlich, daß durch Vagusreizung die Dauer des Eg und zu gleicher Zeit die Dauer des Mechanogramms der Kammer verlängert wird.

In Abb. 236 sieht man die Dauer des Egs und des Mechanogramms beide verkürzt, während auch ein inotroper Einfluß sichtbar ist. Es ist schwierig, während etwas längerer Zeit rein monophasische Aktionsströme vom schlagenden

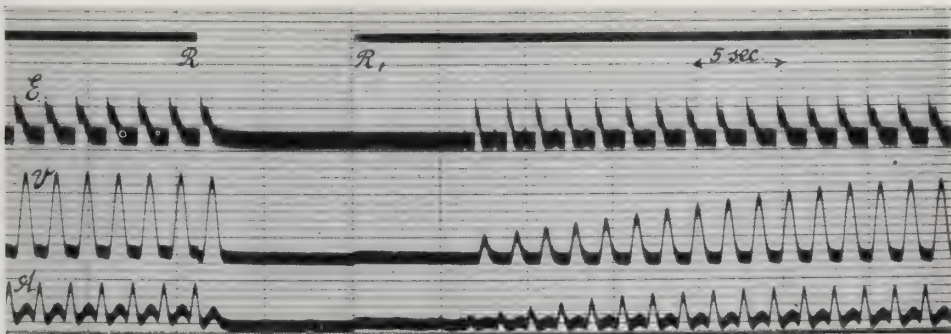


Abb. 236. Frosch. Zwischen *R* und *R*₁ Vagusreizung. Die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie in der vorangehenden Abbildung. (Aufgenommen von VAN DER BIJL.)

Herzen zu erhalten. Ob es diesem Umstande zugeschrieben werden muß, daß man das eine Mal eine Verkürzung, das andere Mal eine Verlängerung der Kontraktionsdauer durch Vagusreizung erhält, wagen wir vorläufig noch nicht zu entscheiden²⁾. Aber ohne Ausnahme geht immer eine Änderung in der Form des Eg mit einer solchen in der Form des Mechanogramms zusammen.

¹⁾ Man vgl. auch A. SAMOJLOFF: Weitere Beiträge zur Elektrophysiologie des Herzens. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 135, S. 417. 1910.

²⁾ Man vgl. BOHNENKAMP: Die Herznerven und die Stromkurve des Herzens. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 201, S. 131. 1923.

Daß Aktionsstrom und Kontraktion immer aufs innigste miteinander verknüpft sind, wird im nächsten Abschnitt V noch ausführlich dargetan.

C. Einfluß auf das Reizleitungssystem.

Sehr merkwürdig und auch klinisch nicht ohne Bedeutung ist der Vagus- einfluß auf das *Reizleitungssystem* im Herzen. Am besten zeigt man ihn, indem man die Vagi durch Morphin an ihrem Ursprung reizt¹⁾. Es kommen dann alle

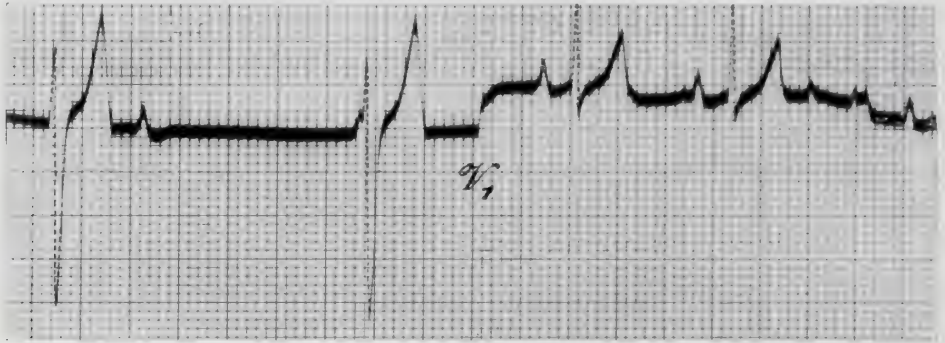


Abb. 237. Ekg. eines morphinvergifteten Hundes. Ungefähr bei V_1 wird einer der Nn. vagi durchschnitten. Die atypischen Ekg verschwinden.

Erscheinungen zutage, die mit einer erschwerten oder aufgehobenen Leitung im atrioventrikulären Bündel zusammenhängen: partieller oder auch vollständiger Block, d. h. eine vollkommene Dissoziation zwischen Kammern und Vorhöfen. Weiter noch Aufhebung der Leitung in einem der Schenkel des Hischen Bündels mit atypischen Kammersystolen in der Form von Dextro- und Lävogrammen. Und daß all diese Erscheinungen durch die Morphinreizung des Vaguszentrums bedingt werden, wird entscheidend durch einige einfache Versuche bewiesen. Man braucht nur bei den Morphintieren die Vaguswirkung

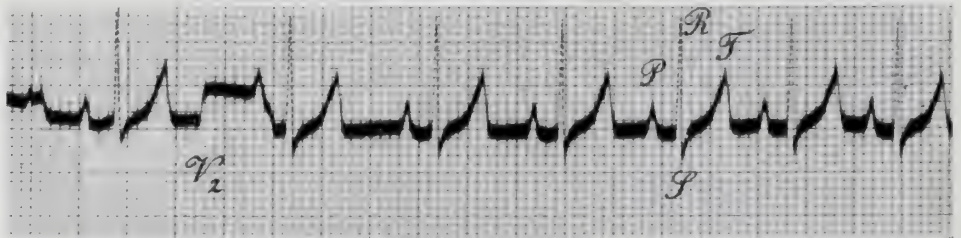


Abb. 238. Fortsetzung der vorangehenden Abbildung. Ungefähr bei V_2 wird der zweite N. vagus durchschnitten. Die Herztätigkeit wird regelmäßig, und die Frequenz nimmt zu.

aufzuheben. Zu diesem Zwecke kann man den Ursprung der Herzvagusfasern im verlängerten Mark durch eine übermäßige Dose Morphin lähmen oder mittels einer geringen Dose, z. B. 0,5 mg Atropin, in die V. jugularis die Lähmung der Vagusendigungen im Herzen bewerkstelligen. Alle Unregelmäßigkeiten der Herztätigkeit, Block und atypische Herzkontraktionen, hören dann sofort auf.

Die einfachste Methode, die Vagi unwirksam zu machen, besteht darin, daß man sie beide durchschneidet. Die Abb. 237 und 238 zeigen den Erfolg. Sie

¹⁾ EINTHOVEN, W. u. J. H. WIERINGA: Ungleichartige Vaguswirkungen auf das Herz, elektrokardiographisch untersucht. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 149. 1912.

geben zwei Stücke einer längeren, ununterbrochenen Reihe von Ekg wieder, die einem durch Morphin vergifteten Hunde entnommen sind. In Abb. 237 wird ungefähr bei V_1 der eine Vagus und in Abb. 238 ungefähr bei V_2 der andere Vagus durchschnitten, wonach wieder die regelmäßigen typischen Ekg zum Vorschein kommen, die vor der Verabreichung von Morphin registriert worden waren. Nur hat wegen der Aufhebung des Vagustonus die Frequenz der Herzschläge zugenommen und ist die *P*-Zacke vergrößert.

Man ist wohl genötigt anzunehmen, daß im Stamm des Herzvagus verschiedene Gruppen von efferenten Fasern vorhanden sind, von denen einige mit den Vorhöfen, andere mit dem ASCHOFF-TAWARASchen Knoten und wieder andere mit je einem Schenkel des atrio-ventrikulären Bündels in Verbindung stehen. Reagiert auf einen angebrachten Reiz eine Gruppe von Fasern stärker als die anderen Gruppen, so wird die Fortpflanzung der Kontraktionswelle im Herzen eine besondere Veränderung erfahren, wobei jede einzelne Fasergruppe natürlich ihren eigenen Effekt hervorbringen wird.

Während die Morphinvagusreizung die oben beschriebenen Erscheinungen — wenigstens beim Hunde — fast regelmäßig hervorruft, kommen sie bei der ge-

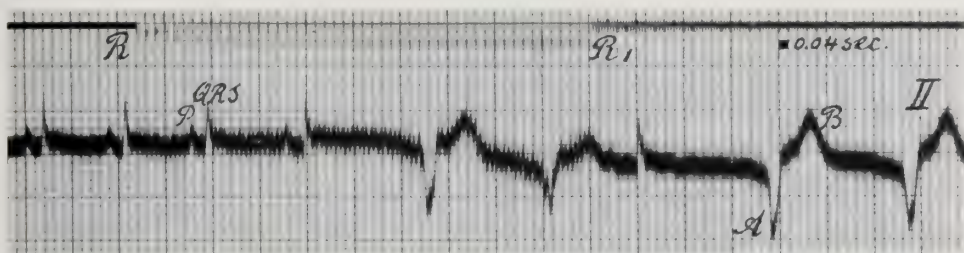


Abb. 239. Katze. Zwischen *R* und *R*₁ elektrische Vagusreizung. Das Herz wird kaum zum Stillstand gebracht. Es erscheinen sofort die Laevogramme.

wöhnlichen elektrischen Vagusreizung bei diesem Tiere nur selten zum Vorschein. Man muß das wohl auf diese Weise erklären, daß die elektrische Reizung diejenigen Fasern des Vagusstammes, die den TAWARASchen Knoten und die Schenkel des HISSchen Bündels innervieren, schwächer beeinflusst als die übrigen, während das Morphin im Vaguszentrum den Reiz namentlich auf jene Fasern ausübt.

Bei der Katze erhält man dagegen nach elektrischer Vagusreizung fast regelmäßig atypische Kammerkontraktionen. Die Vorhöfe ziehen sich schwächer zusammen oder stehen still, also wirkt auf sie der Vagus genau so wie beim Hunde. Die Reizbarkeit der Schenkel des Verbindungsbündels ist bei der Katze aber größer, so daß Extrasystolen zum Vorschein kommen.

Obenstehende Abb. 239 gibt davon ein Beispiel.

Vor der Anwendung der Elektrokardiographie wußte man schon, daß das Katzenherz durch Vagusreizung kaum zum Stillstand zu bringen war. Die nähere Analyse dieser Erscheinung, wobei das Verhalten der Vorhöfe und der Kammern gesondert ins Licht gestellt wurde, war dem Studium der Aktionsströme des Herzens vorbehalten.

6. Verschiedene andere Umstände, die die Form des Ekg beeinflussen.

Es gibt außer den obenerwähnten noch manche andere Umstände, deren Einfluß auf die Form des Ekg untersucht worden ist.

A. Lokale Erwärmung und Kühlung.

Erstens sei der Einfluß der *Erwärmung* und der *Kühlung* verschiedener Herzteile erwähnt. Das Anbringen lokaler Temperaturveränderungen, das von vielen Forschern¹⁾ bei Tieren ausgeführt worden ist, hat namentlich eine Modifikation der *T*-Zacke zur Folge. In axialer Ableitung wird bei Abkühlung der Spitze des linken Ventrikels *T* negativ, bei Abkühlung der Basis des rechten Ventrikels wird sie positiv, während ihre Richtung umgekehrt wird, wenn man die genannten Herzteile erwärmt.

Einige bemerkenswerte Versuche sind von WILSON und FINCH²⁾ beim Menschen vorgenommen worden. Die Versuchsperson wurde horizontal auf den Rücken gelegt und veranlaßt, ungefähr 600 ccm Wasser von 4—5° C schnell zu trinken. Vor und nach dem Trinken wurde das Ekg in den drei Ableitungen genommen.

Bei allen darauf untersuchten Versuchspersonen kamen deutliche Veränderungen der *T*-Zacke zum Vorschein. *T_{II}* wurde weniger hoch und *T_{III}* negativ, während *T_I* und die *QRS*-Gruppe unverändert blieben. Das Wasser hatte den hinteren unteren Teil des linken Ventrikels gekühlt. Das konnte man noch besonders durch ein Röntgenogramm bestätigen, das nach Verabreichung von 600 ccm eines Bariumpräparates aufgenommen war.

Um zu wissen, ob vielleicht die Ausdehnung des Magens die Form der Kurve beeinflussen könnte, wurden die Versuche wiederholt, während ebensoviel heiße Limonade wie vorher Eiswasser verabreicht wurde. Unter diesen Umständen veränderte sich die Form des Ekg nicht, so daß man bei der Beurteilung der Kurven den Einfluß der Magenausdehnung ausschalten konnte.

Erwärmung beschleunigt, Abkühlung verzögert den Kontraktionsprozeß im Muskel; durch das Trinken des Eiswassers wird sich also die Zusammenziehung des linken Ventrikels noch geltend machen, wenn der rechte Ventrikel schon in Diastole übergegangen ist, und der Schluß des Ekg muß durch das Endstadium der Kontraktion des linken Ventrikels gebildet werden. Daß dabei *T_{III}* negativ wird, ist in Übereinstimmung mit der von LEWIS vertretenen Lehre, daß das Laevogramm³⁾ einen zweiphasischen Aktionsstrom darstellt, dessen zweite Phase in Ableitung III negativ ist. Auch die Vorstellung von MINES, daß die *T*-Zacke der Ausdruck des abnehmenden Kontraktionsprozesses ist, steht mit diesen Ergebnissen in gutem Einklang⁴⁾.

B. Gesteigerte Herzfrequenz.

Wir erwähnen jetzt den Einfluß gesteigerter Herzfrequenz als Folge von Körperanstrengung auf die Form des Ekg. Er ist konstant und in die Augen fallend.

Die wichtigste Veränderung in der Kurvenform besteht in einer Vergrößerung der *P*- und *T*-Zacken, während *Q*, *R* und *S* im allgemeinen weniger modifiziert werden. In den nebenstehenden Abb. 240 und 241 sieht man einige Beispiele von Ekg, die vor und unmittelbar nach Körperanstrengung aufgenommen worden sind. Wo *T* in der Ruhe positiv ist, wird diese Zacke größer, wo sie negativ ist, kann sie positiv werden.

Mit der Methode des gleichseitigen Dreiecks wurden bei 5 Personen vor und nach Körperanstrengung die manifeste Größe und die Richtung der

¹⁾ Man vgl. z. B. FRED M. SMITH: Heart Bd. 10, 4, S. 391, wo man auch Literaturangaben finden kann.

²⁾ WILSON, FRANK N. u. RUSSEL FINCH: The effect of drinking iced water etc. Heart Bd. 10, Nr. 4, S. 275. 1923.

³⁾ Vgl. auch Kap. VII: Die Deutung des Ekg, S. 829.

⁴⁾ Ebenda S. 835.

T -Zacke im Herzen bestimmt. Nach der Bewegung war bei allen ohne Ausnahme α_T im positiven Sinne gedreht, während die manifeste Größe zugenommen hatte. Die Mittelwerte betragen für die Drehung der Richtung 12° , für die Zunahme der manifesten Größe 56%.

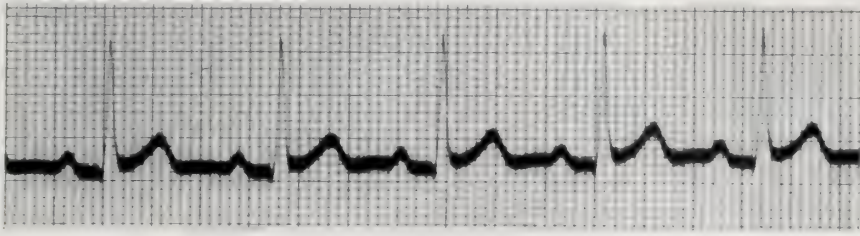


Abb. 240. GÖ. Ableitung II. Ruhe.

Sowohl die Modifikation von P wie diejenige von T müssen wahrscheinlich durch die Verminderung des Vagustonus erklärt werden, die sich auch durch die gesteigerte Herzfrequenz manifestiert. Man bedenke aber, daß der Vagus einfluß auf T nicht konstant ist und daß also die Möglichkeit nicht ausgeschlossen

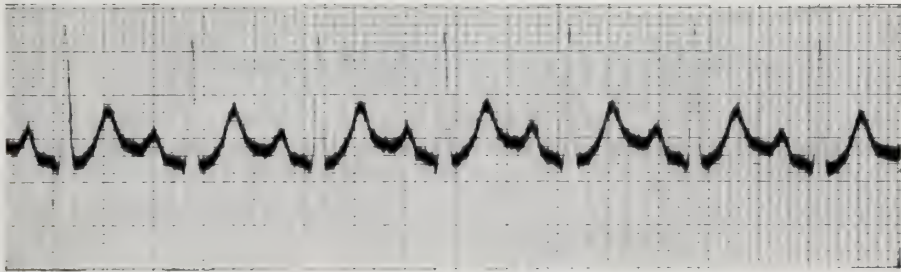


Abb. 241. Dieselbe Person, Ableitung II. Nach kräftiger Körperanstrengung.

erscheint, daß bei gesteigerter Herzfrequenz noch andere Einflüsse sich auf die Veränderung von T geltend machen. Wir erwähnen in dieser Beziehung, daß T durch verschiedene Einflüsse, welche die Herztätigkeit beeinträchtigen, z. B. tiefe Chloroformnarkose, Blutentziehung, hohes Alter, an Größe abnimmt. Bei Herzinsuffizienz wird oft dieselbe Erscheinung beobachtet.

C. Verabreichung von Giften.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Verabreichung von Giften die verschiedensten Folgen auf die Form des Ekg haben kann.

Der Einfluß des für die Behandlung der Herzkranken so wichtigen Giftes Digitalis ist schon in 1893, also noch vor der Zeit des Saitengalvanometers¹⁾, von Dr. DE VOGEL im hiesigen Laboratorium untersucht worden. Er fand ausgesprochene konstante Veränderungen in der Form seiner capillar-elektrometrischen Kurven des Froschherzens. Nach ihm haben sich noch viele Forscher mit der Frage beschäftigt. Das A-V-Intervall wird durch Digitalis verlängert, und unter gewissen Umständen kann ein vollständiger atrioventrikulärer Block hervorgerufen werden. Ein ausführliches Studium über den Einfluß auf die Form des menschlichen Ekg ist von COHN, FRASER und JAMIESON²⁾ publiziert

¹⁾ DE VOGEL: Inaug.-Dissert. Leiden 1893. Auch in Onderzoek. physiol. laborat. Leiden 2. R. I.

²⁾ COHN, FRASER u. JAMIESON: Journ. of exp. med. Bd. 21, S. 593. 1915.

worden, die auch die vorhandene Literatur angeben. Sie finden, daß namentlich die *T*-Zacke sich ändert. Wenn diese bei irgendeiner Ableitung aufwärts gerichtet ist, nimmt anfangs ihre Höhe ab, während bei weiterer Verabreichung des Giftes ihre Richtung umgekehrt wird. Wenn die ursprüngliche Richtung von *T* abwärts ist, so treten zwar kompliziertere, doch deutliche Veränderungen auf. Der Einfluß von per os verabreichter Digitalis kommt schon innerhalb 35 bis 48 Stunden nach dem Beginn der Behandlung zum Vorschein und kann oft noch 22 Tage nach der Verabreichung der letzten Dose nachweisbar bleiben.

Aber außer der Veränderung einzelner Zacken der Kurve kommen unter dem Einflusse der verschiedenen Gifte partieller und vollständiger Block, aberrierende Herzsystemen und Extrasystemen mit Dextrogrammen und Laevogrammen vor¹⁾, auch die Dauer des Kammerkomplexes kann verkürzt oder verlängert werden. Einige Gifte, wie Muskarin und Morphin, sind im vorigen Abschnitt schon erörtert worden; über einige andere werden wir in den folgenden Zeilen noch berichten, während im nächsten Abschnitt die Wirkung von KCl, Chloroform, Veratrin, Curare, Atropin und Ca-Entziehung behandelt werden wird.

Für die pathologischen Verhältnisse verweisen wir auf Abschnitt VIII.

V. Über den Zusammenhang zwischen Elektro- und Mechanokardiogrammen und über das Ekg als Mittel zur Beurteilung der Kraft der Systole.

Viele Forscher nehmen an, daß die elektrischen Erscheinungen, die eine Herzsysteme oder im allgemeinen eine Muskelkontraktion begleiten, den mechanischen vorangehen. Der Reiz erzeuge eine durch die Herzwand resp. den Muskel fortschreitende Erregungswelle, die die Ursache des elektrischen Stromes sei. Einige Zeit nach der Erregungswelle, also auch nachdem der elektrische Strom angefangen hat, beginne die mechanische Aktion. Nach dieser Auffassung soll also nur ein loser Zusammenhang zwischen beiden Gruppen von Erscheinungen bestehen, und soll es möglich sein, sie durch die Wirkung eines Giftes auf irgendeine andere Weise voneinander zu trennen.

Von anderen Forschern wird dagegen angenommen, daß Elektro- und Mechanogramm sich gleichzeitig entwickeln, aufs innigste zusammenhängen und untrennbar sind.

In diesem Kapitel wird die zweite Annahme als die wahrscheinlichste vertreten.

Es sei sofort bemerkt, daß die Messung der zeitlichen Verhältnisse mit besonderen Schwierigkeiten verknüpft ist. Wir werden die Messungsergebnisse im folgenden Abschnitt ausführlich erörtern, wollen hier aber schon hervorheben, daß sie desto bestimmter auf die Gleichzeitigkeit beider Erscheinungen hinweisen, je genauer die Messungen ausgeführt werden.

A. Die Inkongruenz zwischen den Kurven.

Eine der Ursachen, die bei der Beurteilung der Frage des Zusammenhangs zu fehlerhaften Schlüssen Anlaß gegeben hat, ist die Inkongruenz, die oft zwischen beiden Gruppen der Erscheinungen vorkommt. Sie ist zwar frappierend, aber doch leicht erklärlich.

¹⁾ Man vgl. die ausführliche Arbeit DASBACHS: Etude électrocardiographique de l'action de l'aconitine sur le coeur. Arch. néerland. de physiol. Bd. 2, S. 229. 1917. Auch in Onderzoek. physiol. laborat. Leiden, 2. R. X.

Denken wir uns einen Muskelabschnitt, der bei der Zuckung einen diphasischen Aktionsstrom erzeugt, und nehmen wir an, daß die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle bezogen auf die Länge des Muskels so groß ist, daß alle Muskelemente sich fast in der gleichen Phase befinden, so kann das Galvanometer nur einen kleinen positiven Ausschlag zeigen, dem ein kleiner negativer folgt. Zwischen beiden Ausschlägen heben die beiden entgegengesetzt gerichteten elektromotorischen Kräfte einander auf.

Wir ermüden jetzt den Muskel oder schädigen ihn auf irgendeine Weise, sodaß die Kraft seiner Zuckung abnimmt. Denken wir uns, daß dabei die Dauer der Kontraktionswelle entweder nicht oder nur wenig verlängert wird. Wenn aber unter diesen Umständen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sich bedeutend verringert, so werden die beiden Phasen des Aktionsstroms auseinander gerückt; sie kommen besser gesondert zum Vorschein und können dadurch größere Ausschläge des Galvanometers veranlassen.

Wir haben dann den Fall, daß das Mechanogramm verkleinert wird, während gleichzeitig die elektrischen Schwankungen an Amplitude zunehmen. Es ist aber wohl ohne weiteres klar, daß diese in umgekehrter Richtung sich vollziehende Veränderung nicht als ein Beweis für die gegenseitige Unabhängigkeit beider Erscheinungen angeführt werden darf.

Die Bedingungen, unter welchen eine Kontraktion sichtbar gemacht werden kann, z. B. durch die Bewegung eines Hebels, sind ganz verschieden von denjenigen, unter welchen man den elektrischen Strom nachweist. Dieser erfordert das Vorhandensein einer Potentialdifferenz zwischen zwei Stellen des Herzens resp. eines Muskels. Diese Stellen müssen also gegenseitig irgendeinen Unterschied aufweisen. Die eine kann sich z. B. in dem Zustande der Kontraktion, die andere im Zustande der Erschlaffung befinden. Wenn jedoch das ganze Herz oder der ganze Muskel denselben Zustand der Kontraktion zeigt und alle örtliche Verschiedenheiten aufgehoben sind, so kann auch keine Potentialdifferenz erzeugt werden und muß das Galvanometer in Ruhe bleiben.



Abb. 242. Zwei Ekg derselben Person unter gleichen Bedingungen aufgenommen. Nur gibt die obere Kurve Abl. I, die untere Abl. III wieder. In letzterer fehlt die *T*-Zacke.

Die obere Kurve der obenstehenden Abbildung gibt das Ekg einer Versuchsperson bei Ableitung I wieder, die untere Kurve dasjenige bei Ableitung III. Letztere hat praktisch keine *T*-Zacke. Sie stellt ein Ekg von kurzer Dauer, ungefähr 0,1 Sekunde, vor, während wir wissen, daß die Systole, wie es die obere Kurve angibt, 0,4 Sekunden dauert. Diese Inkongruenz wird aber niemanden irreführen.

Das Bild der unteren Kurve stimmt prinzipiell mit dem Eg eines Froschmuskels überein: anfangs eine kurze Stromschwankung und während der weiteren

Dauer der Kontraktion eine fast gerade Linie. Die Übereinstimmung zwischen Ekg und Elektromyogramm ist sogar größer, als man bei oberflächlicher Betrachtung der Kurven meinen könnte, da auch das Eg des Froschgastroknemius nach der ersten Stromschwankung eine Linie bildet, die nicht vollkommen gerade verläuft. Sie zeigt eine lange dauernde, seichte Welle, die mit der *T*-Zacke des Ekg verglichen werden kann und ungefähr in dem Moment endet, wo die Kontraktion abgelaufen ist (s. Abb. 243).

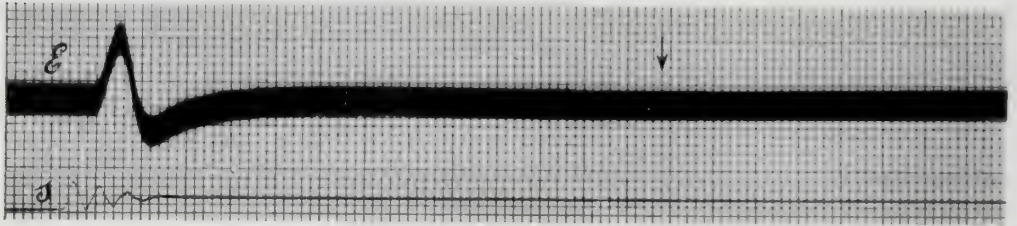


Abb. 243. Elektromyogramm des Froschgastroknemius bei indirekter Reizung. Nach dem gewöhnlichen diphasischen Aktionsstrom ist eine mit der *T*-Zacke vergleichbare Welle sichtbar. *E* Aktionsstrom. *S* Signal. Absz. 1 Sk. = 2 σ .

Während der *QRS*-Gruppe gibt es Phasen, in denen unser Ekg die Nulllinie schneidet, was bedeutet, daß man in jenen Momenten bei einer kräftig sich entwickelnden Systole das Fehlen eines elektrischen Stromes konstatiert. Dasselbe findet in der Zeit zwischen der *QRS*-Gruppe und der *T*-Zacke statt. Die Linie, die beide Stromschwankungen verbindet, fällt oft in großer Ausdehnung mit der Nulllinie zusammen. Dies findet man namentlich bei Herzen, deren Systole durch die Einwirkung eines Giftes verlängert worden ist.

In Abb. 244 bedeutet die obere Kurve das Mechano-, die mittlere das Elektrogramm eines durch Veratrin vergifteten Froschherzens, während die Zeit durch die untere Kurve angegeben wird.

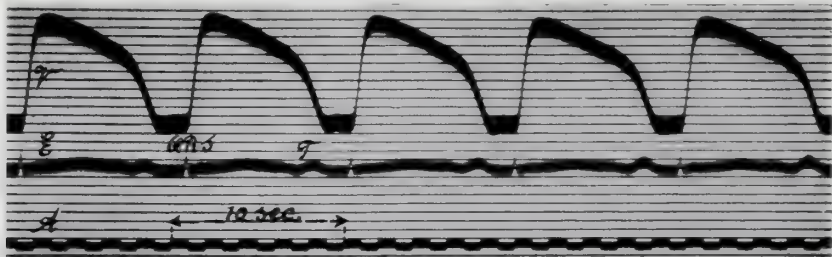


Abb. 244. Mit Veratrin vergiftetes Froschherz. *V* Mechanogramm, *E* Elektrogramm des Ventrikels. Die Dauer einer Systole beträgt ungefähr 8 Sek. (Aufnahme von VAN LAWICK VAN PABST.)

Man sieht, wie die Dauer der Systole stark verlängert ist und ungefähr 8 Sekunden beträgt. Auch das Eg hat diese Dauer, und ebenso wie beim menschlichen Ekg erkennt man am Anfang der Systole die *QRS*-Gruppe, am Ende die *T*-Zacke.

Bei weiterer Vergiftung nimmt die Dauer der Systole bis zu ungefähr einer halben Minute zu (s. Abb. 245) und erreicht also rund das Hundertfache der Dauer einer menschlichen Systole.

Zwischen der *QRS*-Gruppe und der *T*-Zacke fällt die Linie des Eg mit der Nulllinie zusammen und zeigt also einen auffallenden Mangel an Überein-

stimmung mit dem Mechanogramm. Wenn man aber erwägt, welchen Bedingungen die Entwicklung einer mechanischen und einer elektrischen Kraft unterworfen sind, so ist die Inkongruenz leicht erklärlich. Man muß sogar in der merkwürdigen Form des *Eg* — die *QRS*-Gruppe am Anfang und die *T*-Zacke 30 Sekunden später am Ende der Systole — eine wertvolle Bestätigung erblicken der Vorstellung, daß ein inniger Zusammenhang zwischen Kontraktion und Aktionsstrom besteht.

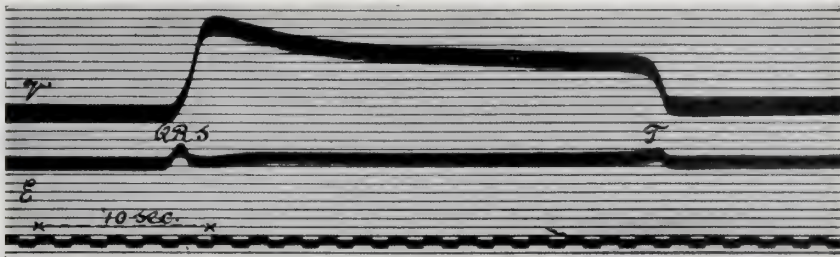


Abb. 245. Wie die vorangehende Kurve. Die Systole dauert hier aber fast eine halbe Minute.

B. Der Scheinbeweis des stillstehenden Herzens, während die Aktionsströme sich rhythmisch zu entwickeln fortfahren.

Die Annahme, daß die mechanischen und elektrischen Erscheinungen im Herzen voneinander getrennt werden könnten, scheint auf das schönste bewiesen zu werden durch gewisse Versuche, die von verschiedenen Forschern¹⁾ beschrieben worden sind und darauf hinzielen, daß man durch die Einwirkung von Giften und durch Beschädigungen verschiedener Art das schlagende Herz zum mechanischen Stillstand bringt, während die rhythmischen elektrischen Stromschwankungen fort dauern. Das Mechanokardiogramm hört auf; das Elektrokardiogramm wird weiter geschrieben.

Die Versuche beziehen sich auf Froschherzen, können leicht ausgeführt werden und haben in den Händen aller bisherigen Forscher übereinstimmende Resultate ergeben.

Die Tatsache selbst — daß also der Schreibhebel einer gewöhnlichen Registriervorrichtung stillsteht, während das Galvanometer fortfährt, das Elektrokardiogramm zu schreiben —, wird nicht angezweifelt. Aber der daraus gezogene Schluß, daß nun auch die mechanischen und elektrischen Erscheinungen des Herzens selbst trennbar seien, ist falsch. Der scheinbar so entscheidende und schlagende Beweis ist nur ein Scheinbeweis und lediglich durch die Unvollkommenheiten der üblichen Apparate und die Unzulänglichkeit der angewandten Methodik bedingt.

Erstens müssen wir auf den großen Unterschied in der Empfindlichkeit hinweisen, der zwischen den mechanischen und elektrischen Meßinstrumenten besteht. So ist z. B. ein geeignetes Saitengalvanometer viele hunderttausend Male empfindlicher als ein üblicher mechanischer Schreibapparat. Es ist imstande, einen elektrischen Strom zu registrieren, dessen Energie ebenso groß ist wie diejenige, die man für die Hebung eines Kubikmillimeters des Herzens zu einer Höhe von 10^{-11} mm braucht. Nimmt man das Gewicht eines Froschherzens mit 100 mg an, so kann man sagen, daß man zu einer sichtbaren Saitenbewegung nur soviel Energie verwenden braucht, wie man zur Hebung eines zehn-

¹⁾ Onderzoek. physiol. laborat. Utrecht, 5. R., Bd. 10, S. 208. 1909; Bd. 11, S. 192. 1910; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 133, S. 552. 1910; Zeitschr. f. Biol. Bd. 53, S. 106. 1910; Journ. of physiol. Bd. 46, 3, S. 188; Zeitschr. f. Biol. Bd. 67, S. 279; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 144, S. 39. 1912.

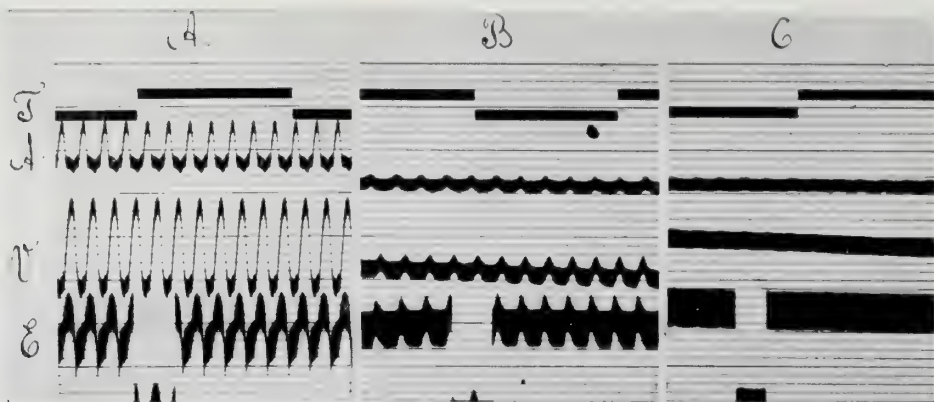


Abb. 246. Mit KCl vergiftetes Froschherz. *T* Zeit, *A* Mechanoatriogramm, *V* Mechanogramm des Ventrikels, *E* Eg. *A* vor der Vergiftung, *B* geringer, *C* stärkerer Vergiftungsgrad. Es sind in *C* noch immer kleine Wellen im Mechanogramm sichtbar, die den Wellen des Eg parallel verlaufen. (Aufnahme von ARBEITER.)

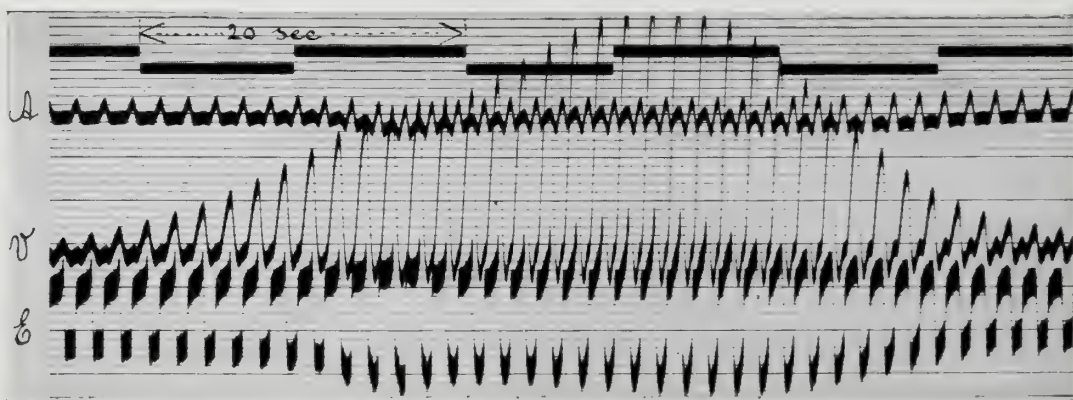


Abb. 247. Froschherz. Der Durchströmungsflüssigkeit wird Ca entzogen und wieder zugeführt. Übrigens wie die vorangehende Abbildung.

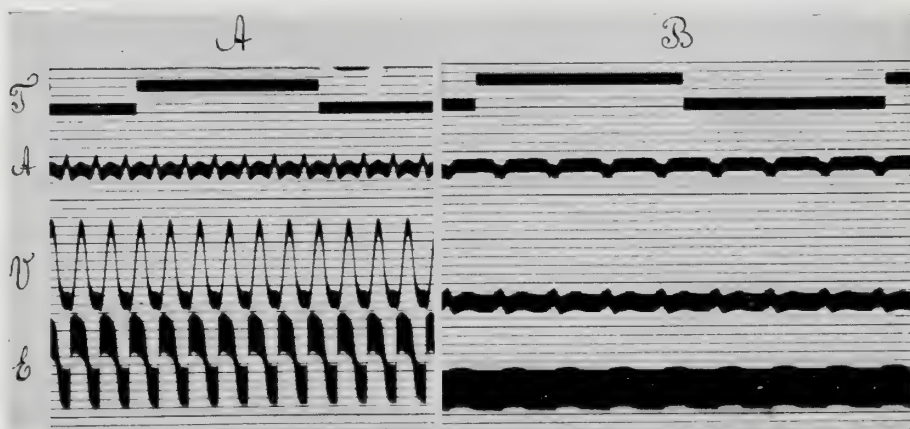


Abb. 248. Wie die vorangehende Abbildung, *A* vor, *B* nach Ca-Entziehung.

tausendsten Teiles des Herzens um ein Millionstel Mikron braucht. Keine mechanische Registriervorrichtung kann, auch nicht unter den günstigsten Bedingungen, das Gleiche leisten, eine Tatsache, die man bei der Beurteilung der erhaltenen Ergebnisse selbstverständlich nicht außer acht lassen darf.

Zweitens muß bei den üblichen Schreibhebeln eine Reibung zwischen festen Gegenständen, beim Galvanometer nur eine Luftreibung, überwunden werden. Beide Arten von Reibung sind grundsätzlich voneinander verschieden. Die Luftreibung wird Null, sobald die Bewegungsgeschwindigkeit sehr klein oder Null wird. Dagegen nimmt die Reibung fester Teile gegeneinander um so mehr zu, je mehr die Bewegung sich verlangsamt, und sie steigt bis zu einem Maximum, sobald die Bewegung bis zu Null reduziert worden ist.

Drittens liegt im Herzen selbst eine Ursache, die zu falschen Schlüssen führen kann. Vergiftet man es mit Digitalis, so daß ein Stillstand in kräftiger

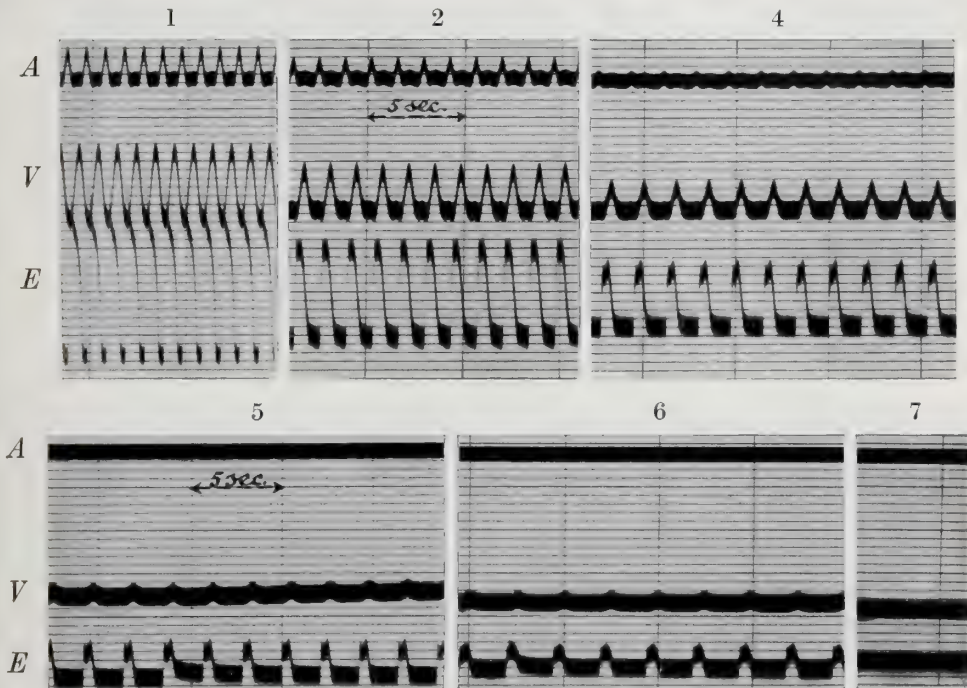


Abb. 249 u. 250. Nacheinander aufgenommene Kurven eines durch Chloroformdampf vergifteten Froschherzens. Von 1 bis 7 nimmt der Vergiftungsgrad allmählich zu. Im letzten Stadium verschwinden das Mechano- und das Elektrogramm gleichzeitig. Aufnahme von HUGENHOLTZ. Übrigens wie die vorangehende Abbildung.

Systole erzeugt wird, oder schließt man es in Paraffin ein, so können noch Kontraktionswellen durch den Herzmuskel verlaufen, die rhythmische Spannungsänderungen und innerliche Faserverschiebungen erzeugen, ohne daß es zu einer merkbaren Ortsveränderung an der Außenseite des Herzens kommt. Wenn man das Herz durchspült, hat man auch der Reibung der Flüssigkeit innerhalb der Herzhöhlen Rechnung zu tragen.

Ein Öffnen der beiden Aortenbögen und des Bulbus aortae ist ungenügend, die Flüssigkeit reibungslos ausströmen zu lassen. Namentlich wenn das Herz geschwächt und schon einige Zeit durchströmt worden ist, fallen die Öffnungen zusammen, wobei die Ränder etwa miteinander verkleben. Unter diesen Umständen muß die Kraft der Systole ein gewisses Maß überschreiten, bevor die Entleerung der Herzhöhlen und damit die äußerliche Bewegung des Herzens beginnen kann. Der Herzmuskel macht dann isometrische Kontraktionen, die nicht durch den Schreibhebel registriert werden können.

Vermeidet man die genannten Hindernisse, indem man einen reibungslos arbeitenden Hebel nimmt und die Herzspitze aufschneidet, so daß eine eventuell

anzuwendende Durchströmungsflüssigkeit leicht abfließen kann, so gelangt man zu einem ganz anderen Ergebnis.

In Abb. 246 sieht man die Folgen der Vergiftung mit $\text{K}\text{a}\text{Cl}$, in den Abb. 247 und 248 die Folgen von Ca -Entziehung.

Die Abb. 249 und 250 geben eine Chloroformvergiftung wieder, während die Abb. 251 und 252 die Einwirkung von Curare und Atropin veranschaulichen. In allen Abbildungen ist ein genaues Zusammengehen von Mechano- und Elektrogramm bemerkbar. Oft werden die Zacken beider Kurven fast proportional

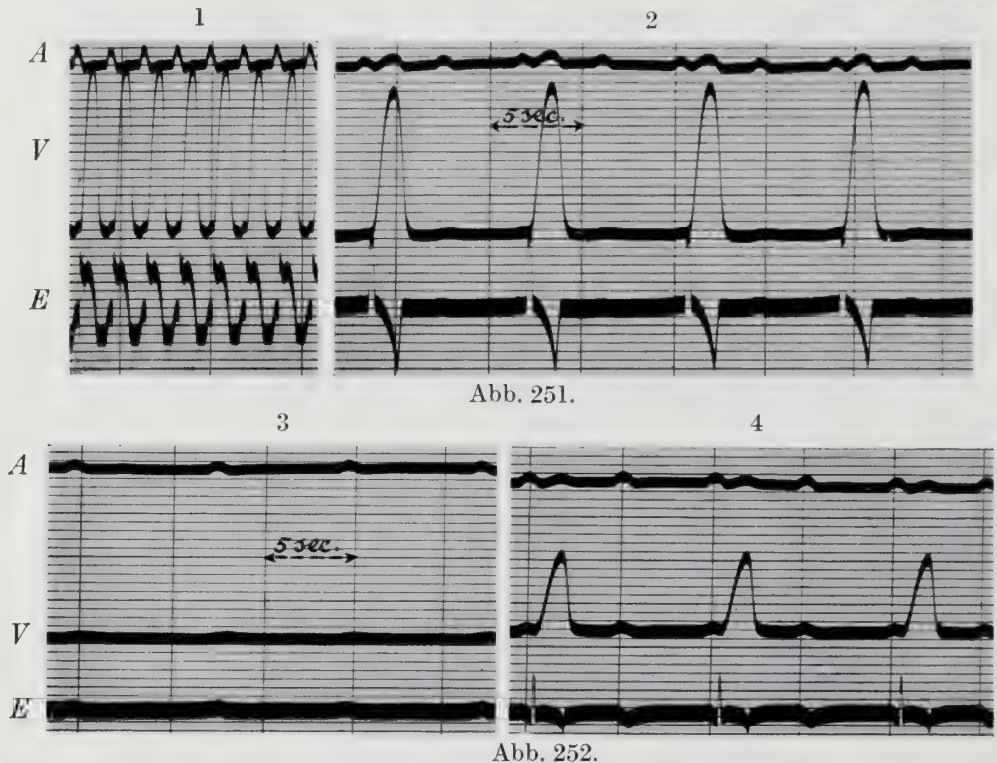


Abb. 251.

Abb. 252.

Abb. 251 und 252. Nacheinander aufgenommene Kurven eines Froschherzens, das bei 2 und 3 durch Curare vergiftet wurde und bei 4 Atropin bekam. Mechano- und Elektrogramm verlaufen immer parallel. Übrigens wie die vorangehende Abbildung.

verkleinert, bis sie nach hundert- oder mehrfacher Verkleinerung zu gleicher Zeit unsichtbar werden.

Wenn das Herz nach dem Stillstande wieder belebt wird, indem man ein Gegengift verabreicht oder die zur Aktion notwendigen Stoffe wieder zuführt, so sieht man ohne Ausnahme, daß Elektro- und Mechanogramm gleichzeitig beginnen. Es kann also kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß der Zusammenhang zwischen beiden Gruppen von Erscheinungen unmittelbar und untrennbar ist¹⁾.

C. Das Ekg und die Kraft der Systole.

C. Die reproduzierten Kurven bestätigen die Annahme, daß unter gewissen Bedingungen das Ekg als Mittel zur Beurteilung der Kraft einer Herzsystole Verwendung finden kann. Daß die Theorie von GASKELL aufgegeben werden muß und die Vorhöfe bei der Entwicklung größerer oder geringerer Kraft eine entsprechend höhere oder niedrigere *P*-Zacke erzeugen, ist schon in dem Abschnitt

¹⁾ Man vergleiche auch den Einfluß der Vagusreizung auf den Aktionsstrom und die Kontraktion des Froschherzens im vorangehenden Abschnitt S. 813.

über die Vaguswirkung erwähnt worden. Elektrokardiographisch diagnostiziert man eine Hypertrophie des linken Vorhofs sicher an der enormen Höhe, welche die *P*-Zacke dabei erreichen kann.

Auch die Kraft einer Kammersystole kann in der Pathologie unter gewissen Umständen mittels des Ekg beurteilt werden, wie in dem Abschnitt über die krankhaften Abweichungen und bei der Erörterung der Extrasystolen noch näher auseinandergesetzt werden wird.

Die Lehre von dem Zusammenhang zwischen Mechano- und Elektrokardiogramm hat eine große praktische Bedeutung. Der Mediziner, der das Ekg seines Kranken aufnimmt, stützt sich auf festen Boden, wenn er in der Form seiner Kurve nicht nur etwa den Weg erkennt, der durch die Erregungswelle im Herzen zurückgelegt wird, sondern auch weiß, daß er mit Hülfe der Aktionsströme des Herzens über seine wirkliche Leistung, d. h. über die Art und Weise, wie es sich kontrahiert, unterrichtet werden kann.

VI. Die zeitlichen Verhältnisse.

1. Zwischen den Ekg bei verschiedenen Ableitungen.

Wenn man die Ekg bei drei Ableitungen gleichzeitig schreibt, so beobachtet man, wie schon im Abschnitt IV/1 über den Einfluß der Stellen, von denen der Strom abgeleitet wird, kurz bemerkt wurde, daß die gleichnamigen Zacken nicht in demselben Moment ihre Gipfel erreichen. Abb. 220, S. 800, kann dies noch näher erläutern. Deutlich sieht man, daß hier die Spitze von P_{III} vor derjenigen

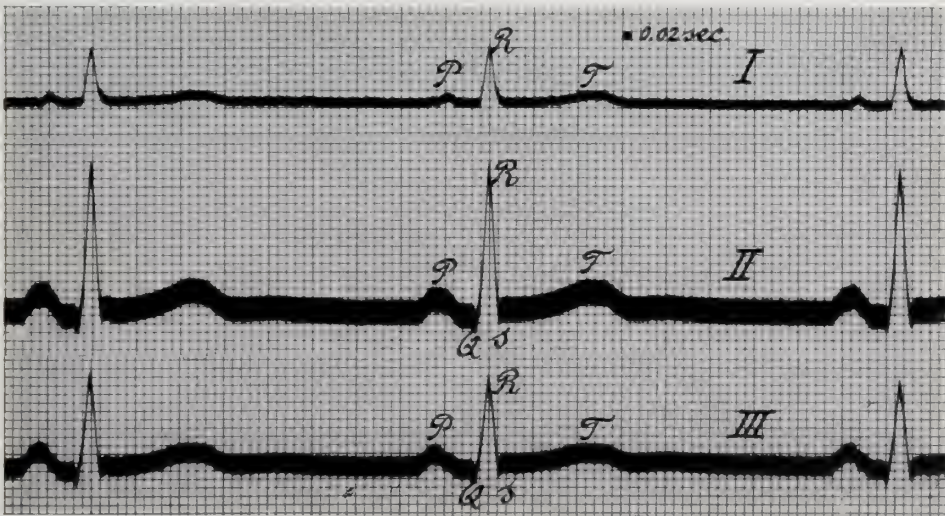


Abb. 253. Bei drei Ableitungen gleichzeitig registriertes Ekg. Das Kammer-Eg fängt bei den Ableitungen II und III eher an als bei Ableitung I.

von P_{II} und diese wieder vor P_I gebildet wird. Bei den Spitzen der *T*-Zacke ist die Reihenfolge T_{III} , T_I , T_{II} .

Die aufwärtsgerichtete Zacke der *QRS*-Gruppe bei Ableitung III ist fast gleichzeitig mit der entsprechenden Zacke bei Ableitung II, während sie bei Ableitung I um einen halben Skalenteil später kommt. Bei anderen Individuen sind wieder andere Zeitunterschiede zu konstatieren. Es kommt oft vor, daß das Kammer-Eg bei Ableitung II und III eher beginnt als bei Ableitung I, siehe z. B. die konstruierte Kurve Abb. 223, S. 802 und die obenstehende Kurve Abb. 253.

Die Erklärung ist einfach. Die Richtungen, welche die Potentialunterschiede im Herzen nehmen, können derart sein, daß im selben Moment, in dem bei Ableitung II oder III ein Ausschlag im Galvanometer erzielt wird, die rechte und linke Wand äquipotentiell bleiben. Oder die Richtung kann sich so ändern, daß das Galvanometer bei einer Ableitung maximal ausschlägt, während das Maximum der Abweichung bei einer anderen Ableitung entweder noch nicht erreicht oder schon überschritten worden ist. Die im Abschnitt IV 1 auseinandergesetzte Methode des gleichseitigen Dreiecks gibt die Handhabe, diese Verhältnisse auch zahlenmäßig zu verstehen.

2. Messungen, die nur ungefähr eine Vorstellung über die zeitlichen Verhältnisse zwischen den mechanischen und elektrischen Erscheinungen der Herzaktion geben können.

Registriert man die elektrischen und die mechanischen Folgen der Herzaktion gleichzeitig, so kommen die Druckkurven — wenigstens wenn man keine ganz besonderen Vorkehrungen trifft — immer nach den ihnen entsprechenden

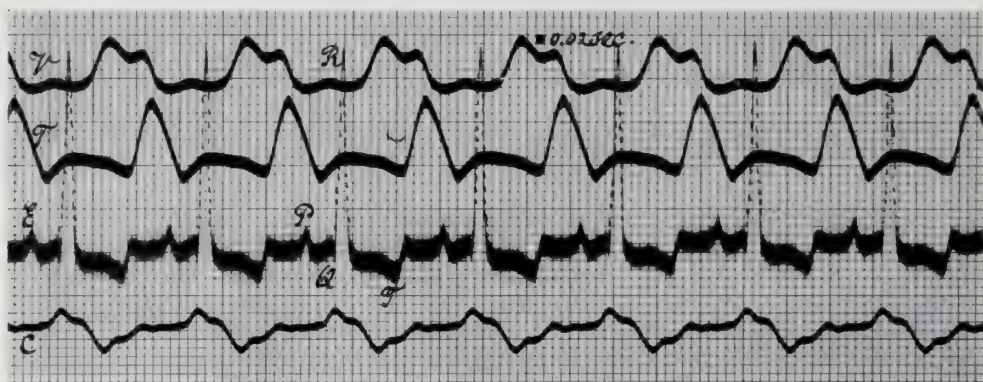


Abb. 254. Hund. Irreführende zeitliche Verhältnisse. *V* Druckkurve des linken Ventrikels, *P* Puls der A. femoralis, *E* Ekg bei Ableitung II, *C* Druckkurve der V. cava nahe am rechten Vorhof. (Aufnahme von DASBACH.)

Stromschwankungen zum Vorschein. Abb. 254, die der Inauguraldissertation des Herrn DASBACH entnommen ist, kann dies erläutern. Bei einem Hunde werden gleichzeitig registriert: 1. die Druckschwankungen *V* im linken Ventrikel, 2. der Puls *P* der A. femoralis, 3. das Ekg *E* bei Ableitung II und die Druckschwankungen *C* der V. cava. Die Druckwelle in der V. cava zeigt sich viel später als die *P*-Zacke, obgleich die Stelle, wo der Druck aufgenommen wurde, sich nahe an dem rechten Vorhof befand, und die Druckkurve des linken Ventrikels kommt später als der Kammerkomplex des Ekg.

3. Genauere Zeitmessungen.

Ganz anders wird das Bild, wenn man die Zeitunterschiede durch genaue Messungen kennen zu lernen versucht. Die dabei erzielten Resultate sind theoretisch wichtig, da sie dazu beitragen, unsere Begriffe über das Wesen der Muskelkontraktion klar zu gestalten, und in gewisser Hinsicht sogar maßgebend sind für unsere Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen den mechanischen und elektrischen Erscheinungen bei der Kontraktion.

Die genauen Messungen sind aber mit großen technischen Schwierigkeiten verknüpft. Die Registrierung des Momentes, in dem eine sich durch Bewegung

manifestierende Kraft auftritt, ist immer mit Zeitverlusten verbunden. Wenn ein ruhender Gegenstand von der Masse m durch die Kraft k in Bewegung versetzt wird, ist der Weg, den der Gegenstand durchläuft, durch die Formel

$$s = \frac{1}{2} \cdot \frac{k}{m} t^2$$

bestimmt, worin t die Zeit vorstellt.

Der Weg s entspricht der Verschiebung des schreibenden Hebels oder im allgemeinen des bewegten Gegenstandes und ist also dasjenige, was wir sichtbar machen und registrieren können. Weiter wissen wir, daß es einiger Zeit bedarf, bevor die im Muskel sich entwickelnde Kraft einen gewissen Betrag erreicht. Die Entwicklung der Kraft, die die Folge des Reizes ist, ist ein Lebensvorgang und findet wie alle Lebensvorgänge langsam und allmählich statt. Nehmen wir an, daß in den ersten Tausendsteln einer Sekunde nach dem Reize die Kraft proportional der Zeit t wächst, so müssen wir schließen, daß der Weg s , den der Schreibhebel zurücklegt, proportional t^2 ist. Daher können wir mit den zu unserer Verfügung stehenden Instrumenten für sehr kleine Zeiten die Verschiebung des Schreibhebels nicht mehr ablesen.

Das Eg erscheint weniger verspätet, da die Masse des bewegten Gegenstandes, der Saite, klein ist im Verhältnis zu der Kraft, die auf sie einwirkt.

Nach neueren Untersuchungen ist der Zeitunterschied zwischen dem Reiz und der Kontraktion eines Froschgastroknemius weniger als 1σ . Der Zeitunterschied zwischen dem Aktionsstrom und der Kontraktion muß sicher noch kürzer sein oder könnte auch ganz fehlen, denn aus allgemein physiologischen Gründen dürfen wir annehmen, daß die elektrische Reaktion, die ja auch eine Lebensverrichtung des Muskels ist, Zeit für ihr Zustandekommen erfordert. Wenn wir das alles erwägen, so dürfen wir es wohl für wahrscheinlich halten, daß beide Vorgänge sich gleichzeitig entwickeln.

Diese Vorstellung kann durch Messungen am spontan schlagenden Herzen geprüft werden. Wenn man aber die technischen Schwierigkeiten, die mit den Versuchen verknüpft sind, nicht genügend würdigt, so findet man immer eine Verspätung der mechanischen Folgen dem Ekg gegenüber. In der Literatur¹⁾ kommen Angaben von verschieden großen Beträgen vor. Einige Forscher glauben, daß beim Froschherzen der Zeitunterschied 300σ und mehr beträgt.

Für Säugerherzen kann man Angaben von 75σ finden, für das menschliche Herz sogar 80σ . Sobald man aber die Messungen mit geeigneten Apparaten ausführt, erzielt man Resultate, die mit den oben gegebenen Betrachtungen in völligem Einklang sind, d. h., daß aller Wahrscheinlichkeit nach kein Zeitunterschied vorhanden ist. Die Kurven zeigen sogar, daß, wenn man nicht alle Vorkehrungen trifft, den Aktionsstrom sofort nach seiner Entwicklung auch sichtbar zu machen, indem man sorgfältig vermeidet, daß die Stellen, von denen der Strom abgeleitet wird, bei seinem Anfang äquipotential sind, so erhält man Kurven, die sowohl beim Frosch wie beim Säuger das Mechanogramm zeitlich noch vor dem Eg zeigen. Wir reproduzieren zur Erläuterung nur eine einzige Kurve eines überlebenden Rattenherzens (s. Abb. 255) und verweisen bezüglich der Besonderheiten der angewandten Methode auf die Abhandlung des Herrn DE JONGH.

Die Zeitmessungen am menschlichen Herzen werden am besten mit Hilfe der Registrierung der Herztöne ausgeführt. Aber auch hier gibt es technische Schwierigkeiten, die, wenn sie nicht genügend gewürdigt werden, zu fehlerhaften Resultaten führen. Die meisten Forscher geben an, daß der erste Herzton ungefähr

¹⁾ Man vgl. die ausführlichen Literaturangaben in DE JONGH: Dissert. Leiden 1923.

in den absteigenden Teil der *R*-Zacke fällt. Dieser Befund ist aber durch den Umstand bedingt, daß der erste Ton mit einem nur schwachen Muskelgeräusch anfängt. Diesem folgt erst einige Zeit später die ziemlich plötzlich eintretende

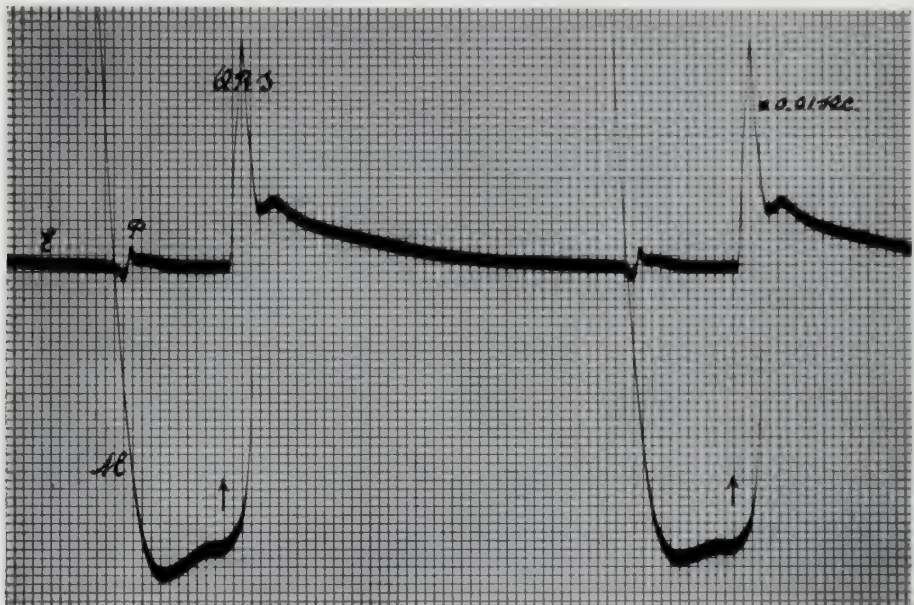


Abb. 255. Überlebendes Rattenherz. *E* Ekg, *M* Mechanogramm des Ventrikels. Es ist ein Block zwischen Vorkammern und Kammern vorhanden. Das Mechanogramm eilt dem Elektrogramm des Ventrikels einen halben Skalenteil voraus.

Druckerhöhung in den Ventrikeln, wobei die Klappen und die ganze Herzwand angespannt und in Schwingung versetzt werden.

Macht man den schallregistrierenden Apparat nicht empfindlich genug, so wird der genaue Anfang des schwachen Muskeltones nicht registriert. Macht

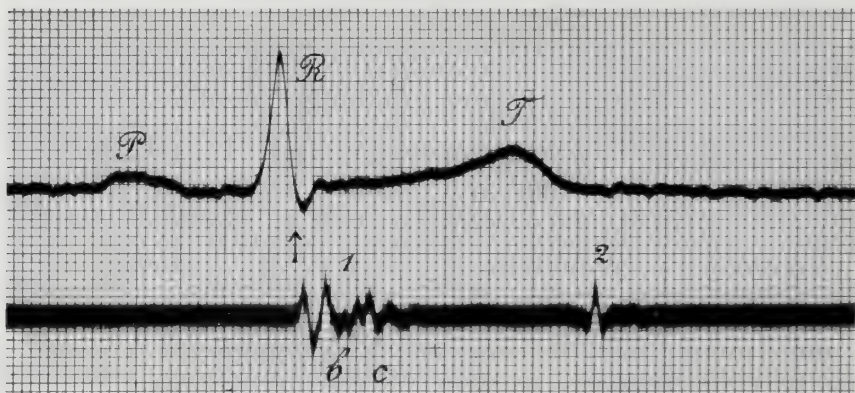


Abb. 256. Herztöne und Ekg. Skalenteil der Abszisse entspricht 0,01 Sek. Die Empfindlichkeit des schallschreibenden Apparates ist ungenügend. Daher erscheint der Ton 1 bis 2 Skalenteile später als der Aktionsstrom.

man ihn zu empfindlich, so bleibt die Saite auch in den Herzpausen nicht in Ruhe, wodurch der genaue Anfang des wirklichen Herztones nicht deutlich in der Kurve ablesbar wird.

In den Abb. 256 und 257 sind ein paar Aufnahmen reproduziert, die das Gesagte erläutern können. Sie stammen von derselben Versuchsperson. In Abb. 256 ist die Empfindlichkeit des schallschreibenden Apparates etwas geringer, die Ruhe der Saite in der Herzpause, kurz vor dem Anfang der Systole aber vollkommen. In Abb. 257 ist der schallschreibende Apparat etwas empfind-

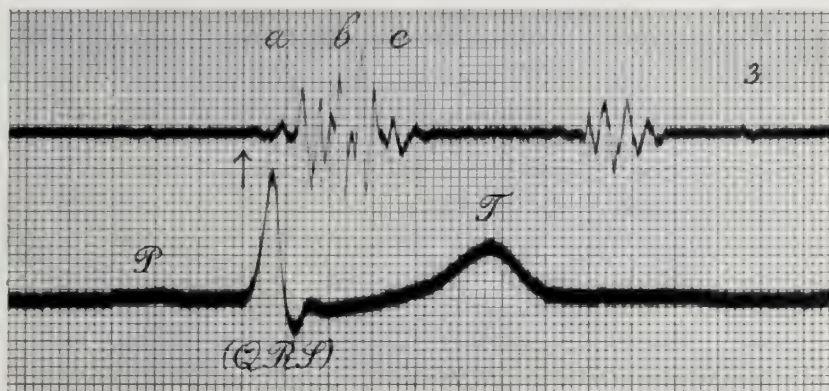


Abb. 257. Wie die vorangehende Abbildung, aber der schallschreibende Apparat ist empfindlicher. Ton und Ekg erscheinen gleichzeitig.

licher eingestellt, aber er zeigt in der Herzpause auch einige Schwingungen. Nichtsdestoweniger kann es kaum angezweifelt werden, daß der Pfeil in der Abb. 257 den Zeitpunkt angibt, an dem der Ton beginnt und daß dieser mit dem Beginn des Ekg zusammenfällt. Der Fehler könnte höchstens 0,1 mm, entsprechend 1 σ , betragen.

Daß in Abb. 256 eine scheinbare Verspätung des Tones hervortritt, muß der geringeren Empfindlichkeit des schallschreibenden Apparates zugeschrieben werden. Wir bemerken noch, daß der Pfeil in der Abbildung etwas zu weit nach rechts gesetzt worden ist und die Verspätung des Tones also geringer als angegeben.

Die Buchstaben *a*, *b* und *c* in beiden Abbildungen bedeuten die drei Teile, in die man den systolischen Ton unterteilen kann.

VII. Die Deutung des Ekg und die Reizleitung im Herzen.

A. Allgemeines.

Jede Erklärung des Ekg muß sich auf die Tatsache gründen, daß sich bei der Herztätigkeit im Herzen selbst elektromotorische Kräfte entwickeln. Wir behandelten schon im Abschnitt V den Zusammenhang zwischen Elektro- und Mechanogramm und kamen im Gegensatz zu einer ziemlich verbreiteten Meinung zu dem Schluß, daß beide Erscheinungen aufs innigste miteinander verknüpft und untrennbar sind. Bei den in diesem Abschnitt auseinanderzusetzenden Betrachtungen macht es aber wenig aus, ob die elektromotorische Welle und die Kontraktionswelle gleichzeitig entstehen, oder daß die erstere der letzteren vorangeht. Die Kontraktion ist die Folge der Erregung, und in der Regel werden Erregung, Negativität und Kontraktion so innig zusammenhängen, daß, wenn der Weg der negativen elektrischen Welle durch den Herzmuskel bekannt ist, zugleich der Weg angegeben ist, den die Erregung und die Kontraktionswelle nehmen.

Man möge ein Anhänger der alten Molekulartheorie du Bois-Reymonds geblieben sein oder die jetzt allgemein gültigen Anschauungen über Ionen-

verschiebung teilen. Im letzteren Falle möge man Anhänger der Alterationstheorie oder der Membrantheorie sein, man möge der Präexistenztheorie beipflichten oder nicht: mit all diesen Theorien steht doch die Erscheinung in Übereinstimmung, daß der Muskel an der Stelle, an der die Kontraktionswelle ankommt, elektronegativ — oder weniger elektropositiv — wird gegenüber anderen Stellen.

Man hat das ganze Herz wohl mit einer einzigen quergestreiften Muskelfaser verglichen, über die bei der Kontraktion eine Negativitätswelle verläuft¹⁾. Wäre der Vergleich richtig, so müßte in dem Abschnitt des Herzens, der sich im Kontraktionszustand befindet, eine Negativität vorhanden sein gegenüber dem Abschnitt, der in Ruhe geblieben ist; die Richtung der Zacke im Ekg würde durch den Ort der Aktivität im Herzen bestimmt sein; z. B. würde, wenn die Kontraktion an der Herzbasis anfinge, diese sich auch erst elektronegativ gegenüber der Spitze verhalten; im Ekg würde dann bei den Ableitungen I und II die erste Zacke aufwärtsgerichtet sein. Wenn in einem Moment das linke Herz sich schon kontrahiert, während das rechte noch schlaff ist, so würde im Herzen der linke Teil elektronegativ gegen den rechten Teil sein und das Ekg bei Ableitung I eine abwärtsgerichtete Zacke zeigen.

B. Die Herzmuskelsegmente.

Aber der Vergleich des Herzens mit einer quergestreiften Muskelfaser ist falsch, und die sich darauf stützenden Schlüsse stehen mit den Tatsachen im Widerspruch. Die Herzmuskelfasern nehmen gegenüber den gewöhnlichen quergestreiften und den glatten Muskeln eine besondere Stellung ein. Sie sind eigentümlich aufgebaut und bestehen aus mikroskopisch kleinen Segmenten, von denen jedes an und für sich ein mehr oder weniger selbständiges Ganzes bildet. Das kleine Herzmuskelsegment ist in bezug auf die darüber verlaufende elektrische Welle mit einer langen, quergestreiften Skelettmuskelfaser vergleichbar, obwohl diese viele Zentimeter mißt und oft ebenso lang ist wie der ganze Muskel selbst. Die Stelle, an der sich der Gipfel der Kontraktionswelle resp. der Erregungswelle im Segment befindet, ist elektronegativ gegenüber den anderen Teilen *desselben Segmentes*. Der Ort der Negativität im Segment — nicht der Ort im Herzen als einem Ganzen — bestimmt also die Richtung des elektrischen Stromes.

Zur Erläuterung mag angeführt sein, daß die Herzbasis sich im Kontraktionszustande befinden und doch positiv sein kann gegen die Herzspitze, wenn nur die Muskelsegmente in einer solchen Phase der Kontraktion sind, daß der Wellengipfel sich an ihren nach der Herzspitze hin gerichteten Enden befindet.

Daß die kleinen Elemente im Herzen als die Einheiten zu betrachten sind, in welchen die Potentialschwankungen erzeugt werden, wird durch das Verhalten des Demarkationsstromes bestätigt. Verletzt oder tötet man das eine Ende eines quergestreiften Muskels, z. B. eines M. Sartorius, so erhält man einen lange anhaltenden Demarkationsstrom. Der Aktionsstrom, der im unverletzten Muskel diphasisch war, ist jetzt monophasisch geworden, und dieser Zustand hält so lange an, wie der Muskel noch lebt.

Beim Herzen dauert der Demarkationsstrom, den man erhält, wenn man z. B. die Herzspitze versengt, nur eine kurze Zeit, d. h. wenige Minuten, und die Aktionsströme, die unmittelbar nach dem Versengen rein monophasisch sind, zeigen sehr bald — bisweilen schon nach 3 Sekunden²⁾ — durch das Hervortreten

¹⁾ In einigen meiner früheren Abhandlungen bin ich selbst wohl — sei es auch nur teilweise — in diesen Fehler verfallen.

²⁾ Vgl. WIECHMANN (GARTEN): Zeitschr. f. Biol. Bd. 74, H. 1 u. 2, S. 81. 1921.

einer Einkerbung oder Andeutung einer zweiten Zacke, daß der Übergang zur zweiphasischen Schwankung sich wieder geltend macht.

Es sei hier noch besonders erwähnt, daß die Reizleitung von dem segmentalen Aufbau der Muskelfasern unabhängig ist.

Obenstehende Betrachtungen stehen im Einklang mit den Ergebnissen LEWIS', der den Weg, den die Negativitätswelle durch den Herzmuskel durchläuft, untersucht hat. Durch sorgfältige Zeitmessungen zeigte LEWIS¹⁾, daß die Richtung in der die Negativitätswelle fortschreitet, die Richtung des Galvanometeraus-schlages bestimmt, und zwar so, daß derjenige Teil, von welchem die Welle sich entfernt, immer negativ ist gegen den Teil, zu dem sie fortschreitet.

Zwar kann dieser Satz nicht als ein allgemein gültiger Satz für alle Muskelaktionsströme gelten, und wohl hat man z. B. beim Skelettmuskel, während die Welle von einem Ende nach dem anderen in einer einzigen Richtung fortläuft, eine doppelte Phase, aber beim Herzmuskel trifft es ziemlich genau zu. Doch darf man nicht sagen, daß der Galvanometeraus-schlag der Ausdruck des Fortschreitens einer Welle im Herzen sei. Er wird im allgemeinen nicht durch eine Bewegung in irgendeiner Richtung bedingt, sondern ist die Folge eines augenblicklichen Zustandes, eines in einem gegebenen Momente vorhandenen Potentialunterschiedes, der zwischen zwei Punkten besteht und der sowohl eine gewisse Größe als auch eine bestimmte Richtung hat.

Wir behandeln jetzt die Entstehungsweise und Erklärung die verschiedenen Zacken des Ekg gesondert.

C. Die Vorhofszacke *P*.

Wenn man in irgendeinem Punkte eines Vorhofs einen momentanen Reiz anbringt, so zieht sie sich zusammen. Die Form des Vorhof-Eg ist aber verschieden, je nach der Stelle, wo der Reiz appliziert worden ist. Reizt man z. B. die Vorhöfe nahe an ihrem Übergang in die Ventrikel, d. h. am atrio-ventrikulären Knoten von ASCHOFF-TAWARA, so erhält man eine negative *P*-Zacke.

Wenn man untersuchen will, an welcher Stelle der normale, natürliche Reiz ausgelöst wird, so kann man die Eg registrieren, die durch die Reizung verschiedener Stellen erzielt werden. Diejenige Stelle, die, wenn sie gereizt wird, eine *normale P*-Zacke erzeugt, muß dann als der Ursprung der normalen Vorhofkontraktion, als der *Schrittmacher*, betrachtet werden.

Die Untersuchung ist mit großer Sorgfalt von LEWIS ausgeführt worden und hat als Resultat ergeben, daß der Schrittmacher (*Pacemaker*) sich im sinoaurikulären Knoten von KEITH und FLACK, also beim Übergang von der V. cava sup. zum rechten Vorhof befindet. Von hier aus breitet sich die Kontraktionswelle über die beiden Vorhöfe aus, bis der Reiz schließlich den atrio-ventrikulären Knoten erreicht.

D. Der Kammerkomplex *QRST*.

Von dem atrio-ventrikulären Knoten wird der Reiz durch die beiden Schenkel des HIS'schen Verbindungsbündels und die PURKINJE'schen Fasern nach der Innenwand der Ventrikel fortgeleitet. Dieses den Reiz leitende System bildet einen sich baumförmig verzweigenden Strang von Fasern, die von ihrem Ursprung im Septum atriorum an bis zu den Endausbreitungen an den Wänden der Herzkammern immer durch Bindegewebe von den übrigen Herzmuskel-

¹⁾ LEWIS, TH.: The spread of the excitatory process in the vertebrate heart. Parts I—V. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Vol. 207, S. 221—310. Vgl. auch einige anderen Abhandlungen desselben Autors in denselben „Transactions“, B. 205 und 206, und viele kürzere Mitteilungen in Journ. of physiol. 1915.

fasern getrennt sind. In ihrem ganzen Verlauf treten diese Fasern nirgendwo mit der Herzmuskulatur in Verbindung. Erst ihre Endausbreitungen, die sich über eine große Oberfläche in den Kammerwänden ausdehnen, verschmelzen mit diesen letzteren.

Sobald die Erregungswelle in den einzelnen Abschnitten der Kammerwand angekommen ist, fangen diese an, sich an vielen Stellen gleichzeitig oder fast gleichzeitig zu kontrahieren, und in diesen Moment fällt auch der Beginn des Kammeraktionsstromes.

Die untenstehende Abbildung, die einer Beschreibung von LEWIS¹⁾ entnommen ist, gibt die Richtungen und die zeitlichen Verhältnisse der Negativitäts-

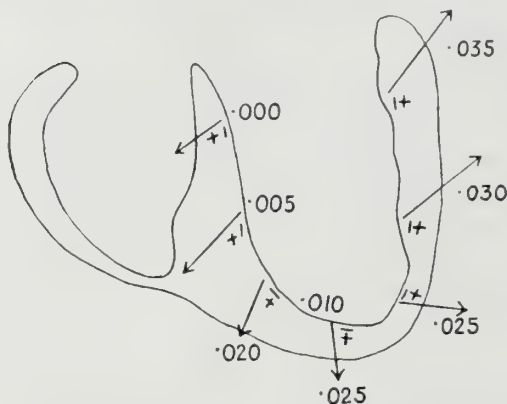


Abb. 258. Richtung und zeitliche Verhältnisse der Potentialschwankung im linken Ventrikel des Hundes. Die Zeiten, wo die Erregung im Herzmuskel anfängt, sind (hinter dem Dezimalzeichen) in Tausendsteln einer Sekunde angegeben. (Nach LEWIS.)

welle im linken Ventrikel eines Hundes an. Diese fängt an der Innenseite der Kammerwand an und schreitet von innen nach außen durch die Wand hindurch. Die Pfeile in der Abbildung geben die Richtungen an, in welchen die Wellen sich bewegen, während mit \mp die Richtungen der Potentialdifferenzen angegeben sind. Die Ziffern bedeuten die zeitlichen Verhältnisse. Man beachte dabei, daß die als erste gezeichnete Welle durch das Septum noch nicht abgelaufen ist zu einer Zeit, in der sich schon viele andere Wellen an verschiedenen Stellen der Herzwand zu bilden anfangen.

Wenn man eine der üblichen indirekten Ableitungen wählt, muß der in einem gegebenen Moment durch das

Galvanometer gezeigte Potentialunterschied die Resultierende sein der sämtlichen Potentialunterschiede, die in diesem Augenblick zwischen den verschiedenen Teilen des Herzens bestehen.

Wenn man die Sache so betrachtet, kann man mit der Vorstellung derjenigen Forscher einverstanden sein, die das Ekg als das Resultat einer Interferenz der elektrischen Wellen auffassen, die von dem rechten und dem linken Herzen ausgehen, und ebensowohl mit der Vorstellung von EPPINGER und ROTHBERGER²⁾, die annehmen, daß es die algebraische Summe der Kräfte darstellt, die im „Triebwerkzeug“ und in den Längsfasern des Herzmuskels entwickelt werden; aber auch ebenso gut mit der Meinung, daß es der Ausdruck des Antagonismus zwischen Spitze und Basis ist. Denn man möge das Herz in zwei willkürliche Teile zerlegen, immer wird das Ekg die Resultierende der in diesen Teilen vorhandenen Potentialschwankungen sein. Die Kurve muß ja in jedem Augenblicke die algebraische Summe *aller* Potentialunterschiede vorstellen, die in demselben Augenblicke im Herzen entwickelt werden.

Die erstgenannte Vorstellung, die von SELENIN³⁾ und BUCHANAN⁴⁾ erörtert und namentlich von LEWIS ausführlich begründet worden ist, hat den großen

¹⁾ LEWIS, TH.: Interpretations of the initial phases of the electrocardiogram with special reference to the theory of „Limited potential differences“. Seventh Mellon Lecture delivered in Pittsburg, May 1922.

²⁾ EPPINGER, H. u. C. J. ROTHBERGER: Zur Analyse des Ekg. Wien. klin. Wochenschr. Jg. 22, Nr. 31, S. 16. 1909.

³⁾ SELENIN, W. PH.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 143, S. 147. 1911.

⁴⁾ BUCHANAN, F.: Journ. of physiol. Bd. 38; Proc. of the physiol. soc. 27. März 1909.

Vorzug vor allen anderen, daß sie eine anatomische und physiologische Grundlage hat. Die beiden Schenkel des His'schen Bündels funktionieren nicht immer gleich. Wenn der rechte seine Leitfähigkeit verloren hat, oder wenn ein Reiz autonom im linken Schenkel entsteht, zieht sich der linke Ventrikel früher als der rechte zusammen. Es kommen dann im Anfang der Systole die Folgen der Systole des linken Herzens allein zum Ausdruck. Die auf diese Weise sich bildende Stromkurve wird von LEWIS *Laevogramm* genannt, während die Kurve der gesonderten Kontraktion des rechten Herzens *Dextrogramm* heißt.

Wenn ein Laevo- oder Dextrogramm durch eine Leitungsstörung bedingt ist, wird es eine aberrierende Kontraktion genannt; wenn es die Folge einer *hetero-*

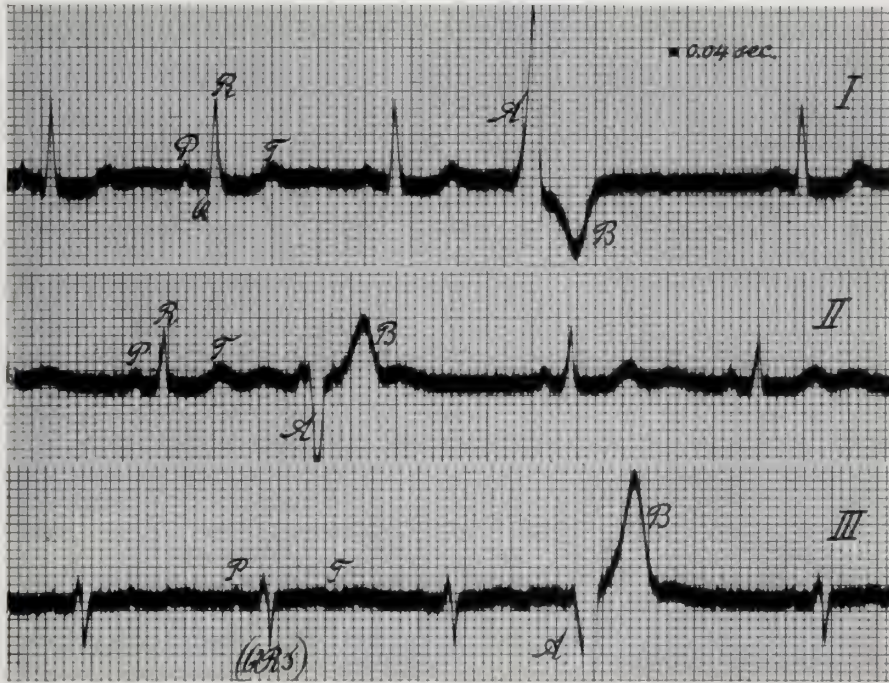


Abb. 259. A. v. Y. Laevogramm.

topen Reizbildung ist, so haben wir es mit einer *Extrasystole* zu tun, die eine *autonome* Kontraktion darstellt. In beiden Fällen weicht die Form des Kammerkomplexes so sehr von der normalen ab, daß man die so entstandenen Ekg sofort als *atypische* anerkennt. An der Stelle der *QRS*-Gruppe und der *T*-Zacke sieht man einen diphasischen Aktionsstrom auftreten. Bei Ableitung I ist im Laevogramm die erste Phase *A* aufwärts, im Dextrogramm abwärts gerichtet, während bei Ableitung III diese Richtungen umgekehrt sind. Die zweite Phase *B* hat immer die entgegengesetzte Richtung von *A*.

In der Abb. 259 sieht man ein Beispiel eines bei den drei Ableitungen registrierten Laevogramms, das durch autonome Reizbildung im linken Schenkel des His'schen Bündels erzeugt wird. Weitere Abbildungen von Laevo- und Dextrogrammen findet man im Kapitel VIII.

Man kann die atypischen Ekg experimentell hervorrufen, was aufs schönste durch die Versuche von ROTHBERG und WINTERBERG und von LEWIS gezeigt worden ist. Es ist diesen Forschern gelungen, einen der Schenkel des His'schen Bündels beim Hunde zu durchschneiden. Es kommen dann aberrierende Systolen zum Vorschein, welche die oben beschriebenen atypischen Ekg erzeugen. Die

Richtung der beiden Phasen entspricht der Theorie vollkommen, oder, besser gesagt, die Theorie ist auf die Ergebnisse dieser Experimente aufgebaut worden.

Eine andere Reihe von Versuchen besteht darin, daß man Extrasystolen hervorruft, indem man entweder am rechten oder am linken Ventrikel einen künstlichen Reiz anbringt. Reizt man den rechten Ventrikel, so zieht sich dieser zuerst zusammen, und es entsteht ein Dextrogramm, reizt man den linken Ventrikel, so bildet sich als Extrasystole ein Laevogramm. Es ist auch möglich gewesen, beim Menschen experimentell durch künstliche Reizung eines Ventrikels eine Extrasystole hervorzurufen.

Bei einem 42jährigen Manne waren wegen eines Enchondroms der Brustwand einige Rippenteile und ein großer Teil des Sternums operativ entfernt worden. Das Herz lag, von nur einer dünnen Hautschicht bedeckt, an seiner

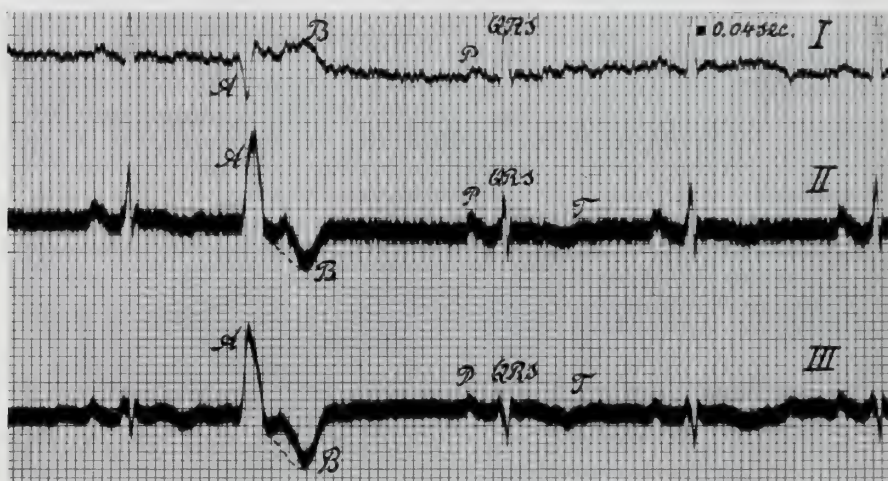


Abb. 260. Bei drei Ableitungen gleichzeitig registriertes Ekg eines operierten Mannes. Das Herz war nur von einer dünnen Hautschicht bedeckt. Eine Extrasystole wurde hervorgerufen, indem man auf die Herzgegend klopfte. Absz. 1 Sk. = 0,04 Sek.

ganzen Vorderfläche bloß. Es schlug vollkommen regelmäßig. Wenn man aber mit einem Perkussionshammer auf die Herzgegend klopfte, also einen künstlichen Reiz am rechten Ventrikel anbrachte, konnte man eine Extrasystole hervorgerufen. Die obenstehende, bei drei Ableitungen gleichzeitig aufgenommene Kurve gibt ein Beispiel der auf diese Weise erhaltenen Resultate. Sie zeigt, daß die erzielten Extrasystolen Dextrogramme sind. Da die in regelmäßigen Zeiten auftretenden Vorhofsystolen *P*-Zacken ergeben, welche sich in den registrierten Kurven mit den Ventrikeldextrogrammen mischen, habe ich mit einer gestrichelten Linie die vermutliche reine Form dieser letzteren anzugeben versucht.

Wenn man, wie oben, eine Extrasystole dadurch erzeugt, daß man den Reiz an der äußeren Wand eines Ventrikels anbringt, so hat man sich die Reizleitung im Herzen so vorzustellen, daß die Erregung von der Stelle des Reizes, also von der äußeren Wandfläche, erst durch einige wenige Muskelfasern nach der Innenfläche fortgepflanzt wird. Von hier breitet sie sich auf die Verzweigungen des Bündels und die PURKINJESchen Fasern aus. Die Leitung durch die Muskelfasern geht langsam vonstatten und ist auf eine kleine Stelle der Herzwand beschränkt, dagegen erfolgt die Leitung durch die Bündelverzweigungen und die PURKINJESchen Fasern nach allen Richtungen schnell und bedingt so die Form des Dextro- oder des Laevogramms.

Selbstverständlich stehen die obenbeschriebenen Ergebnisse beim Menschen in voller Übereinstimmung mit denjenigen, die man schon früher im Tierversuch erhalten hat. Es sei besonders hervorgehoben, daß sie eine nicht unerwünschte Bestätigung unserer Anschauungen über die Deutung des Ekg bringen. Namentlich von einigen amerikanischen Forschern, die auf dem Standpunkte verharren, daß das Herz mit einer einzigen quergestreiften Muskelfaser vergleichbar sei, ist behauptet worden, daß es prinzipielle Unterschiede zwischen Ekg des Menschen und der Tiere gäbe. Wenn man im Ekg beobachtet, daß die rechte Körperhälfte zuerst negativ wird, sollte auch das rechte Herz sich zuerst zusammengezogen haben. Die Diagnose des Ortes, wo in pathologischen Fällen eine Störung vorhanden ist, wird durch eine derartige Betrachtung falsch. Man verwechselt so eine Leitungsstörung im linken mit einer solchen im rechten Schenkel des Bündels; der Ort des Extrareizes wird fehlerhaft bestimmt und, was praktisch wichtiger ist, die Hypertrophie des linken und des rechten Herzens werden miteinander verwechselt. Im letzten Abschnitt werden einige Beispiele pathologischer Dextro- und Laevogramme gebracht. Die Frage der einseitigen Herzhypertrophie, besser gesagt des einseitigen Überwiegens, wird ebenfalls dort näher erörtert werden.

E. Die *T*-Zacke.

Wir müssen noch einige Worte über die *T*-Zacke sagen. Viele Forscher haben die Entstehungsweise dieser Zacke zu erklären versucht. GOTCH¹⁾ nimmt an, daß erst eine Negativitätswelle von der Basis nach der Spitze und danach eine zweite Welle von der Spitze nach der Basis über die Herzkammer läuft. Er bringt diesen Hin- und Rückgang der Negativitätswelle mit der embryonalen Entwicklung der Herzform in Zusammenhang.

Es können aber verschiedene Gründe gegen diese Hypothese angeführt werden. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Herzmuskel eines Kaninchens ist sehr variabel: 3 m pro Sekunde, wenn das Herz kräftig, 1 m pro Sekunde, wenn es langsam schlägt. Bisweilen geht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sogar bis auf 0,5 m pro Sekunde zurück. Wenn man die Theorie der hin- und rücklaufenden Welle von GOTCH annimmt, muß man erwarten, daß auch der Abstand zwischen den Zacken *R* und *T* großen Schwankungen ausgesetzt und bei einem langsam schlagenden Herzen drei- bis sechsmal länger ist als normal. Die Erscheinungen sind jedoch hiermit nicht in Übereinstimmung zu bringen.

An zweiter Stelle möchten wir auf den Umstand hinweisen, daß beim gesunden Menschen bei Ableitung III die Zacke *T* eine große Veränderlichkeit zeigt. Bei der einen Person ist T_{III} positiv, bei der anderen negativ, und bei einer dritten kann diese Zacke sogar ganz fehlen. Diese Variabilität des normalen menschlichen Ekg ist mit der Vorstellung von GOTCH nicht zu vereinbaren.

Bei Hunden besteht zwischen T_{II} und T_{III} kein großer Unterschied. Bei demselben Hunde verändert sich die Zacke unter verschiedenen Umständen, wie z. B. unter dem Einflusse der Narkose, bei Vagusreizung, bei Blutentziehung usw. Man findet diese Zacke beim Hund ebenso wie beim Menschen bald positiv, bald negativ, und bisweilen fehlt sie. Bei vielen Menschen mit Herzkrankheiten, so z. B. besonders häufig, wenn die Herztätigkeit insuffizient ist, oder auch, wenn die Vorhöfe flimmern, findet man die *T*-Zacke in allen drei Ableitungen

¹⁾ GOTCH, F.: Capillary electrometer records of the electrical changes during the natural beat of the frog's heart. Proc. of the roy. soc. of London. Ser. B, Bd. 79, S. 323. Meeting of March 1907. — GOTCH, F.: The succession of events in the contracting ventricle as shown by electrometer records (tortoise and rabbit) Heart Bd. 1, S. 235. 1910.

sehr klein. Es kommt mir nicht leicht vor anzunehmen, daß unter allen diesen pathologischen Umständen der Weg, den die Negativitätswelle durchläuft, in gleicher Weise so gestört sei, daß der Rückgang der Welle von der Herzspitze nach der Herzbasis ausbleibt.

Andere Forscher versuchen das Zustandekommen von *T* so zu erklären, daß sie annehmen, daß die Elektrizitätsentwicklung im Herzmuskel mehr als *eine* Ursache habe. Als verschiedene Ursachen werden z. B. die Erregung, der Kontraktionsmechanismus und noch besondere andere mit dem Stoffwechsel zusammengehende Prozesse erwähnt. Ich verweise hierfür auf die Untersuchungen von CYBULSKI¹⁾, STRAUB²⁾, AUGUST HOFFMANN³⁾ und SAMOJLOFF⁴⁾. Es kommt mir aber vor, daß die von diesen Autoren angeführten Gründe nicht hinreichen, die Richtigkeit ihrer Vorstellungen zu beweisen, und daß die *T*-Zacke bis jetzt noch am einfachsten erklärt werden kann, wenn man annimmt, daß sie durch dieselbe allgemeine Ursache hervorgerufen wird, die auch die *QRS*-Gruppe erzeugt.

Eine über ein Segment des Herzmuskels verlaufende Welle muß ebenso wie im Skelettmuskel einen diphasischen Aktionsstrom erzeugen. Die *T*-Zacke, die am Ende der Systole auftritt, muß also die Resultierende der letzten Phasen vieler Segmente sein.

Diese Auffassung scheint, obgleich in einigermaßen anderer Form, schon nachdrücklich von MINES⁵⁾ hervorgehoben zu sein, der als Ursache der *T*-Zacke den Abfall des Erregungsprozesses im Herzen angibt.

Die Befunde bei lokaler Erwärmung und Abkühlung verschiedener Herzteile bestätigen diese Auffassung⁶⁾, und WILSON und HERRMANN⁷⁾ haben noch neue Beweise für sie angebracht, indem sie imstande waren, in Tierversuchen die Leitung durch einen der beiden Verbindungsschenkel mehr oder weniger zu verzögern. Auf diese beiden Autoren verweisen wir auch für einige wichtige Schlußfolgerungen, die über den Zusammenhang zwischen der Form der *T*-Zacke und derjenigen der *QRS*-Gruppe gemacht werden können.

F. Die äquipotentialen Stellen im Ekg.

Wenn wir annehmen dürften, daß in einer gewissen Phase der Systole alle Muskelsegmente der Herzwand sich gleichzeitig in vollständiger Kontraktion befänden, so daß in keinem von ihnen eine Potentialdifferenz vorhanden wäre, so könnte auch bei keiner der direkten oder indirekten Stromableitungen ein Aktionsstrom erzeugt werden. Die Ableitungsstellen müßten in dieser Phase dann alle äquipotential sein.

Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß ein derartiger Zustand — wenn er je vorgefunden würde — während längerer Zeit anhalten könnte. Die äqui-

¹⁾ CYBULSKI, N.: Über die Beziehung zwischen den Aktionsströmen und dem tätigen Zustand der Muskeln. Bull. de l'acad. des sciences de Cracovie. Classe des sciences mathem. et natur. Ser. B, Mars 1910, S. 173.

²⁾ STRAUB, H.: Zur Analyse des Ekg (nach Versuchen am isolierten Froschherzen). Zeitschr. f. Biol. Bd. 53, S. 499. 1910.

³⁾ HOFFMANN, AUG.: Zur Deutung des Ekg. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 133, S. 552. 1910.

⁴⁾ SAMOJLOFF, A.: Weitere Beiträge zur Elektrophysiologie des Herzens. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 135, S. 466. 1910.

⁵⁾ MINES, G. R.: On functional analysis by the action of electrolytes. Journ. of physiol. Bd. 46, S. 188. 1913 (zit. nach WILSON u. FINCH).

⁶⁾ Man vgl. Kap. IV.

⁷⁾ WILSON, F. N. u. G. R. HERRMANN: An experimental study of incomplete bundle branch block, and of the refractory period of the heart of the dog. Heart Bd. 8, H. 2 u. 3, S. 229. 1921.

potentialen Phasen während der Systole müssen daher vielmehr so erklärt werden, daß die Resultierende aller vorhandenen Potentialunterschiede in einem gewissen Moment die Nulllinie erreicht. Die meisten Kurven zeigen diese Momente zwischen *Q* und *R*, zwischen *R* und *S* und zwischen *S* und *T*. Daß man sie aber nicht unter allen Umständen bei allen Kurven erwarten darf, leuchtet aus der oben entwickelten Theorie der segmentalen Verteilung ein. Dieses Verhalten braucht keine Schwierigkeiten für die Erklärung zu bieten.

Anders steht es mit den Phasen, in welchen das ganze Herz in vollkommen erschlafftem Zustande verharrt. Man sollte dann — abgesehen von nicht vom Herzen herrührenden elektromotorischen Kräften — immer und ausnahmslos Äquipotentialität zwischen den Ableitungsstellen erwarten. Man beobachtet jedoch oft zu den Zeiten, in denen man annehmen zu können glaubt, daß der Herzmuskel vollkommen erschlafft ist, eine Potentialdifferenz. Zwischen Vorhof- und Kammerkontraktion, also zwischen *P* und *Q*, steht die Saite oft niedriger als in der Herzpause zwischen *T* der vorangehenden und *P* der nächstfolgenden Kontraktion. In Abb. 261 findet man ein Beispiel, in dem die Kurve zwischen

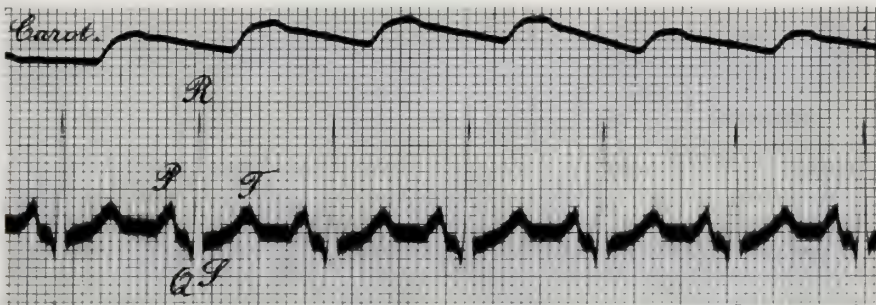


Abb. 261. Abl. II. Das Niveau zwischen *P* und *Q* ist niedriger als das Niveau der Diastole.

P und der *QRS*-Gruppe ungefähr 1 mm, das ist 10^{-4} Volt, niedriger steht als während der Diastole. Ist bei derartigen Kurven, die bei Menschen mit normalen Herzen öfter vorkommen, die Leitung durch das atrioventrikuläre Bündel mit der Entwicklung eines merkbaren elektrischen Stromes verbunden?

Diese Möglichkeit kann nicht ausgeschlossen werden, aber wahrscheinlicher ist es, daß zwischen *P* und *Q* das ganze Herz *nicht* vollkommen erschlafft ist, und die zweite Phase der Vorhofkontraktion, d. h. die T_a -Zacke, sich noch geltend macht. Ihre Form¹⁾ braucht nicht immer die gleiche zu sein, und man ist wahrscheinlich wohl berechtigt, aus dem eigentümlichen Verhalten der Kurve zwischen *P* und *Q* auf eine Besonderheit der Vorhofkontraktion zu schließen.

Einer schwierigeren Frage begegnet man, wenn man die *U*-Zacke zu erklären versucht. Die Methode des gleichzeitigen Registrierens des Ekg und der Herztöne zeigt, daß der zweite Herzton ungefähr 0,02 Sekunden nach dem Ende der *T*-Zacke erzeugt wird. Das Ende von *U* kommt erst zustande, nachdem der zweite Herzton schon zu tönen aufgehört hat, so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß die *U*-Zacke entweder ganz oder teilweise in diejenige Phase der Herzperiode fällt, die dem Schluß der Semilunarklappen folgt.

Nach dem Schluß der Semilunarklappen befindet sich das Herz in Diastole. Aber der Herzmuskel, der sich nicht an allen Stellen absolut gleichzeitig zu kontrahieren beginnt, ist auch nicht überall gleichzeitig erschlafft. Ein bedeutender Teil des Herzens kann schon in den Erschlaffungszustand übergegangen sein,

¹⁾ Vgl. Kap. IIIc, S. 794.

so daß der Druck in den Kammerhöhlen so gut wie ganz verloren gegangen ist, während doch noch einige Fasern sich im Kontraktionszustande befinden. Erst wenn auch diese letzteren vollständig erschlaft sind, hat die *U*-Zacke ihr Ende erreicht.

Zum Schluß erlauben wir uns die Bemerkung, daß, obgleich es in vieler Hinsicht von großer Wichtigkeit ist, eine vollkommen zuverlässige richtige Erklärung für die Entstehung des Ekg zu finden, ihre Bedeutung doch nicht übertrieben werden darf. Selbstverständlich wird jeder denkende Geist versuchen, die Erscheinungen, die er beobachtet, zu verstehen und bis auf ihren Grund und Ursprung zu verfolgen. Wenn das aber mit der Elektrokardiographie noch nicht vollständig gelungen ist, so dürfen wir darum doch nicht übersehen, daß man nichtsdestoweniger mit Hilfe dieser Methode eine Anzahl wertvoller Resultate erzielen kann.

Die einfache Erkenntnis des Anteils, den die Vorhöfe und die Kammern im Ekg haben, die Formveränderungen bei partieller Herzhypertrophie und die Entwicklung der atypischen Kurven bei partieller Leitung oder autogener Reizung in einem der Schenkel des Atrioventrikulärbündels genügten schon, uns manchen neuen Einblick in die Details der Herztätigkeit zu verschaffen, dabei ist auch auf einige bis jetzt teilweise unbekannte, teilweise unverstandene Herzkrankheiten ein helleres Licht gefallen.

VIII. Das Ekg in der Pathologie.

Um die wichtigsten pathologischen Abweichungen, die elektrokardiographisch zutage treten, in zweckmäßiger Reihenfolge behandeln zu können, stellen wir uns auf eine anatomische Grundlage. Also erwähnen wir nacheinander die Erscheinungen, die vom Sinus, von den Vorhöfen, dem atrioventrikulären Bündel und dem Kammermuskel ausgehen. Eine kurze Übersicht über die Tachykardien schließen wir an die Behandlung der Pathologie des Verbindungsbündels an.

1. Der Sinus.

a) Sinusarhythmie.

Unter den Ursachen, die eine unregelmäßige Herztätigkeit zur Folge haben können, spielt der Teil des menschlichen Herzens, der mit dem Sinus des Froschherzens vergleichbar ist, und den wir schon als Schrittmacher kennengelernt haben, eine gewisse Rolle. Man findet oft, namentlich bei jüngeren Individuen, einen unregelmäßigen Rhythmus, so wie er als Beispiel in der untenstehenden Kurve abgebildet ist.



Abb. 262. Sinusarhythmie. *C* Carotispuls, *E* Ekg bei Abl. II.

Sowohl Vorhof- als Kammer-Eg haben die normale Form, und jede Vorhofkontraktion wird nach einem normalen Zeitintervall von einer Kammersystole begleitet.

Die Ursache der Arrhythmie muß wahrscheinlich in Schwankungen des Vagustonus gesucht werden. Bisweilen sind die Schwankungen des Herzrhythmus synchron mit den Atembewegungen; sie unterscheiden sich dann von den normalen, durch die Atmung bedingten Schwankungen nur durch ihre Größe. Bisweilen sind sie aber von dem Atmungsrythmus verschieden.

Es ist elektrokardiographisch leicht und klinisch oft von Wichtigkeit, die unschuldige Ursache dieser Rhythmusstörungen aufzudecken.

b) Sino-aurikulärer Block.

LEWIS beschreibt einen Block in der Verbindung zwischen Sinus und rechtem Vorhof. Vorhof- und Kammerkomplex des Ekg haben die normale Form, und auf jede *P*-Zacke folgt die *QRS*-Gruppe in der normalen Zeit; der Rhythmus zeigt aber eine eigentümliche Unregelmäßigkeit, die darin besteht, daß man in einer Reihe regelmäßig aufeinanderfolgender Ekg auf einmal eine Pause beobachtet, die fast genau die doppelte Länge der normalen Diastole hat. Dieses Bild rechtfertigt die Erklärung, daß die Reizleitung zwischen Sinus und rechtem Vorhof beeinträchtigt und in einem gewissen Moment aufgehoben worden ist. Die vom Sinus ausgehenden Reize haben ihren eigenen Rhythmus beibehalten. Auf jeden Sinusreiz folgt normaliter eine Vorhofsystole, die aber durch den sich entwickelnden Block einmal ausbleibt. Die hierdurch bedingte eigentümliche Verdoppelung der Pause macht die Differentialdiagnose zwischen diesem Symptom und der Sinusarrhythmie, wobei der Schrittmacher selbst in seiner Funktion gestört ist, leicht.

Nachstehende Abbildung gibt ein Beispiel.

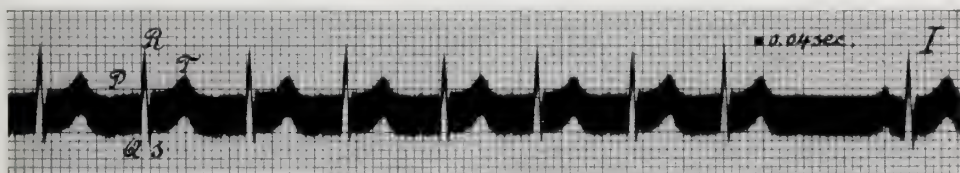


Abb. 263. Sino-aurikulärer Block. Nach einem regelmäßigen Rhythmus wird die Dauer der Diastole auf einmal verdoppelt.

2. Abweichungen im Vorhof-Eg.

a) Hypertrophie der Vorkammern.

Als *erste* Abweichung sei die Vergrößerung der *P*-Zacke als Folge einer Hypertrophie der Vorhöfe erwähnt. Wenn durch eine Stenose der Valvul. mitralis

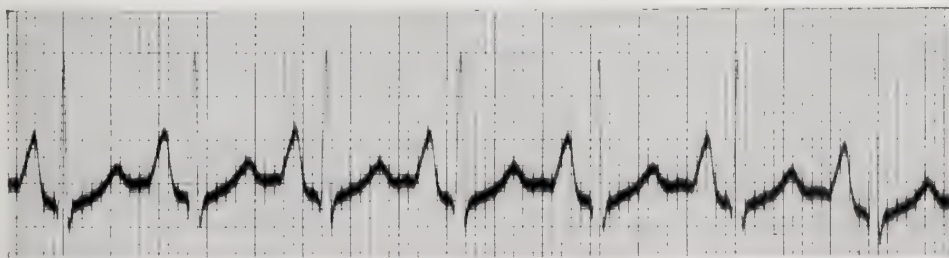


Abb. 264. Hypertrophie des l. Vorhofes. Stenosis mitralis. Hohe *P*-Zacke. Abl. II.

der linke Vorhof übermäßig viel Arbeit zu leisten hat, kann die dadurch bedingte Hypertrophie zu außerordentlich hohen *P*-Zacken Anlaß geben. In der Kurve Abb. 264 wird ein Beispiel reproduziert.

Bisweilen ist bei derselben Krankheit die Formveränderung und die Verlängerung der *P*-Zacke auffallender als die Erhöhung, wie aus untenstehender Kurve ersichtlich ist.

Die erörterten Abweichungen des linken Vorhofs können kaum besser als elektrokardiographisch konstatiert werden.

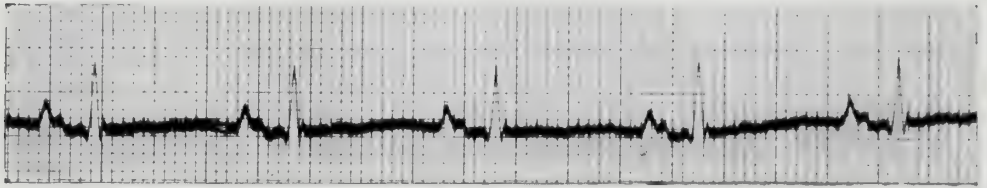


Abb. 265. Ein anderer Fall von Stenosis mitralis mit Hypertrophie des linken Ventrikels. Komplizierte *P*-Zacke. Abl. III.

b) Heterotoper Reiz im Vorhof.

Eine zweite Abweichung besteht darin, daß der Reiz nicht im Schrittmacher, sondern irgendwo sonst gebildet wird. Wenn der Schrittmacher träge ist und seine Impulse verspätet absendet, so kann der Reiz von dem ASCHOFF-TAWARA-Knoten ausgehen und nach zwei Richtungen durch das Herz fortgeleitet werden. Die dadurch bedingte retrograde Leitung in den Vorhöfen wird auf S. 848 ausführlicher besprochen.

Der Reiz kann aber auch an einer wechselnden Stelle der Vorhofwand selbst entstehen. Dadurch wird natürlich die Form der *P*-Zacke beeinflusst, und wenn die Reizbildungsstelle tief genug liegt, so wird die Zacke umgekehrt. Die Kurve Abb. 266 gibt dafür ein Beispiel. Diese ektopischen Vorhofkontraktionen

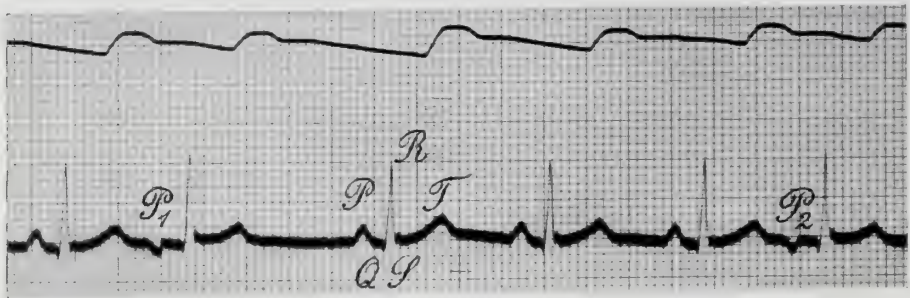


Abb. 266. Carotispuls und Ekg, Abl. II. Bei P_1 und P_2 verfrühte Vorkammersystolen mit negativer *P*-Zacke.

veranlassen oft verfrühte (prämatüre) Kammersystolen, so wie in Abb. 266 ersichtlich ist; es kommt aber auch vor, daß eine ganze Reihe von Herzperioden negative *P*-Zacken zeigen, als hätte der Schrittmacher eine abnorme Stelle bekommen. Ist dabei die Reizbarkeit der Vorhofwand erhöht, was kürzere oder längere Zeit andauern kann, so entsteht eine paroxysmale Tachykardie, die von LEWIS *einfache paroxysmale Tachykardie* genannt worden ist und die wir im Abschnitt VIII, 3 C, wo eine Übersicht über die erhöhten Frequenzen gegeben wird, noch näher erörtern werden.

c) Vorhofflattern (Atriumtachysystolie).

Die dritte hier zu erwähnende Abweichung ist die *Atriumtachysystolie*, das vom Vorhofflimmern zu unterscheidende *Vorhofflattern*. Man findet in der

Kurve Abb. 267 davon ein Beispiel¹⁾. Die Diagnose des krankhaften Zustandes kann kaum anders als elektrokardiographisch gestellt werden. Die Vorhöfe ziehen sich ziemlich vollständig und mit großer Frequenz, z. B. 200-, 300- oder noch mehreremal pro Minute zusammen, während die Ventrikel gewöhnlich eine geringere Frequenz zeigen.

Die Ursache der großen Frequenz ist von LEWIS angegeben worden, wobei er sich auf die Beobachtungen und Ausführungen von MINES stützte. Sie hängt mit Veränderungen in der Dauer des refraktären Stadiums und mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle in der Vorhofwand zusammen, Eigentümlichkeiten, welche wir schon im Abschnitt IV, 5, über die Vaguswirkung zur Sprache brachten. Unabhängig von LEWIS und MINES hat auch DE BOER eine ähnliche Erklärung der Erscheinungen gegeben.

Wenn das refraktäre Stadium verkürzt und die Fortpflanzung verzögert wird, so kann eine rundlaufende Welle dieselbe Stelle der Wand wieder erreichen in einer Zeit, in der die Kontraktionsfähigkeit der Muskelfasern sich schon

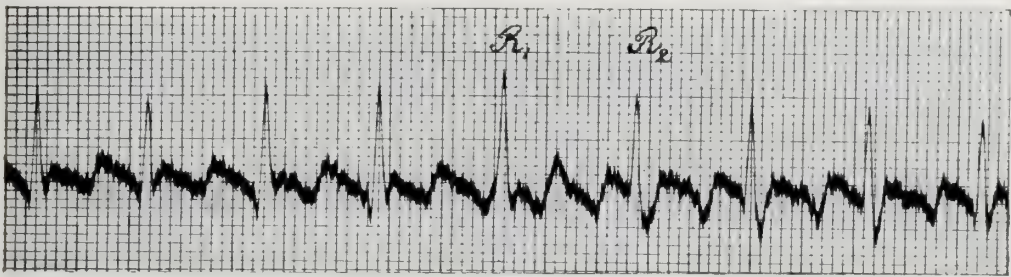


Abb. 267. Vorhofflattern. Abl. III.

wiederhergestellt hat. Dieser Teil kontrahiert sich dann aufs neue und pflanzt die Welle noch einmal fort. Es wird auf diese Weise eine kreisförmige, immer wieder rundlaufende Welle gebildet, welche verschiedene Teile der Vorhöfe in rhythmische Systole bringt. Sie vermag ihre gesamte Muskelsubstanz aber in keinem Momente gleichzeitig und vollständig in Kontraktion zu versetzen und läßt sie auch in keinem Momente völlig in Ruhe. LEWIS hat durch Anwendung der Methode des gleichseitigen Dreiecks die kreisförmige Wellenbewegung in den flatternden Vorhöfen beim Menschen tatsächlich bewiesen.

Die Kammern schlagen in den meisten Fällen mit einer nicht so hohen Frequenz, da die Leitung zwischen Vorhöfen und Kammern gewöhnlich mehr oder weniger blockiert ist. Oft sieht man auf jede zweite Vorhofkontraktion eine Kammersystole auftreten. Durch Vagusreizung und durch Verabreichung von Digitalis wird der Block verstärkt; es folgt dann oft nur *eine* Kammersystole auf eine größere Anzahl von Vorhofkontraktionen, wodurch selbstverständlich die Frequenz der Ventrikel, die bei einer mäßigen Blockierung bis zu 150 oder 160 pro Minute erreicht, bedeutend herabgesetzt wird.

Vorhofflattern entsteht plötzlich und verschwindet ebenso schnell. Der Zustand kann eine beschränkte Zeit andauern und sich als ein kurz dauernder Anfall manifestieren, andernfalls aber auch Jahre bestehen bleiben. Die oft sehr ausgesprochene Tachykardie ist in den meisten Fällen elektrokardiographisch leicht von anderen Tachykardien unterscheidbar²⁾.

¹⁾ Die Kurve wurde schon 1905 aufgenommen und in „Le Télécadiogramme“ publiziert, aber damals nicht verstanden.

²⁾ Man vgl. die auf S. 854 zu gebenden Übersichten über die Ursachen einer erhöhten Herzfrequenz.

d) Vorhofflimmern.

Als letzte der hier zu erörternden Vorhofkrankheiten erwähnen wir das *Vorhofflimmern*, eine oft vorkommende¹⁾ Abweichung, die einen unregelmäßigen Puls von ungleicher Größe zur Folge hat. Dieser ganz eigentümliche Puls war schon vor der Anwendung der Elektrokardiographie durch die Arbeiten von MACKENZIE, HERING und WENCKEBACH als ein besonderes Symptom bekannt, das unter verschiedenen Namen als Knotenrhythmus, Pulsus inaequalis irregularis, Arrhythmia perpetua usw. beschrieben wurde. Aber erst durch die elektrokardiographische Untersuchung ist seine Ursache aufgeklärt worden. Es sind ROTHBERGER und WINTERBERG aus Wien und LEWIS aus London, welche die Aufmerksamkeit auf die unregelmäßigen kleinen Kontraktionswellen gelenkt haben, die über die Vorhöfe verlaufen. Der Begriff „Vorhofflimmern“ ist jetzt in der Pathologie allgemein angenommen, und die Krankheit wird bei der elektrokardiographischen Untersuchung in der Klinik leicht und sicher erkannt.

Sie kann ohne Mühe von der Sinusarrhythmie, der Vorhofextrasystolie, dem Vorhofflattern und den verschiedenen Formen von Block unterschieden

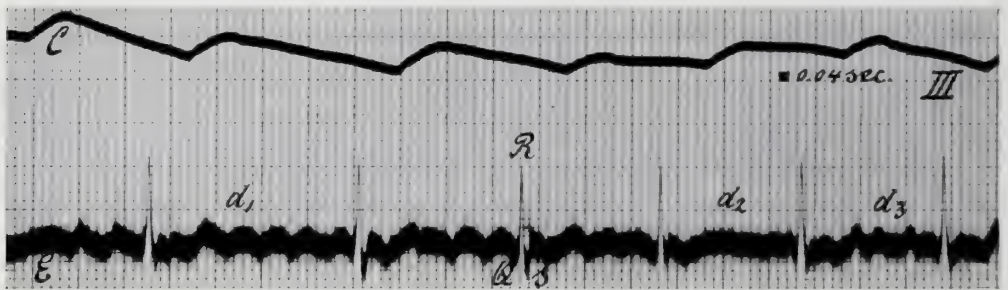


Abb. 268. C Carotispuls, E Ekg bei Abl. III. Vorhofflimmern.

werden. Auch die Diagnose der Kombination einiger dieser Krankheiten, z. B. des Vorhofflimmerns und der Extrasystolie, bietet für das Galvanometer keine Schwierigkeiten.

Die Anzahl der durch das Flimmern bedingten kleinen Zacken kann oft sehr groß sein und 500 und mehr pro Minute erreichen.

In obenstehender Abbildung ist die Kurve einer Patientin mit Vorhofflimmern reproduziert worden. C ist der Carotispuls, E das Ekg bei Ableitung III. Wie es oft bei dieser Krankheit der Fall ist, ist die T-Zacke klein und schwankt die QRS-Gruppe an Größe. Die auffallende Erscheinung im Ekg ist aber das Fehlen der Vorhofzacke P, an deren Stelle sich jetzt eine große Anzahl kleiner, unregelmäßiger Schwankungen finden. Bisweilen sind die Wellen an der oberen Seite abgerundet und unten scharf, so wie bei d_1 , während sie einige Sekunden später eine andere Form annehmen wie bei d_3 . Bald kommen in der Diastole viele Schwankungen vor, bald aber scheinen die Vorhöfe zu ruhen.

Man muß daraus schließen, daß die koordinierte Zusammenziehung der Vorhöfe, wodurch sie das Blut in die Kammern zu treiben imstande sind, aufgehört hat und durch eine große Zahl kleiner, an verschiedenen Stellen der Wand hervortretender Muskelzuckungen ersetzt worden ist. Nur einige dieser Zuckungen pflanzen sich in der Richtung nach dem atrioventrikulären Knoten fort und sind kräftig genug, die Erregung dorthin zu übertragen. So wird es erklärlich, daß die Kammersystolen in unregelmäßigen Zeiten zustande kommen,

¹⁾ LEWIS gibt an, daß ungefähr 50% aller Fälle von unregelmäßiger Herzwirkung durch Vorhofflimmern bedingt sind.

während ihre Form nicht atypisch ist. Denn die Kammerkontraktion hat ihren supraventrikulären Ursprung beibehalten, und von dem ASCHOFF-TAWARA-Knoten aus kann die Leitung durch das Reizleitungssystem in normaler Weise stattfinden.

Weniger leicht als die Arrhythmie, d. h. die *Irregularität*, kann die Ungleichheit der Pulsgrößen, die *Inäqualität*, erklärt werden. Im allgemeinen muß zwar die erste Eigenschaft die zweite bedingen, denn nach einer längeren Pause, in der die Ventrikel genügend Zeit gehabt haben, sich mit viel Blut zu füllen, kann der Puls groß sein, während nach einer kurzen Pause, wenn die Blutfüllung der Ventrikel nur gering ist, selbstverständlich nur ein kleiner Puls erzielt werden kann. Daß diese Verhältnisse auch wirklich zutreffen, d. h. daß eine der Ursachen der Pulsungleichheit die Irregularität selbst ist, kann leicht mit einem Beispiel erläutert werden.

Nach den längeren Pausen D_1 , D_2 , D_3 (Abb. 269) sind die Pulse bedeutend größer als diejenigen, die nach den kürzeren Pausen d_1 , d_2 , d_3 hervortreten. Man vergleiche die Nummern der Pulse 2, 4 und 8 mit 3, 5 und 9. Von diesen letzteren ist 5 so klein, daß er fast unsichtbar wird.

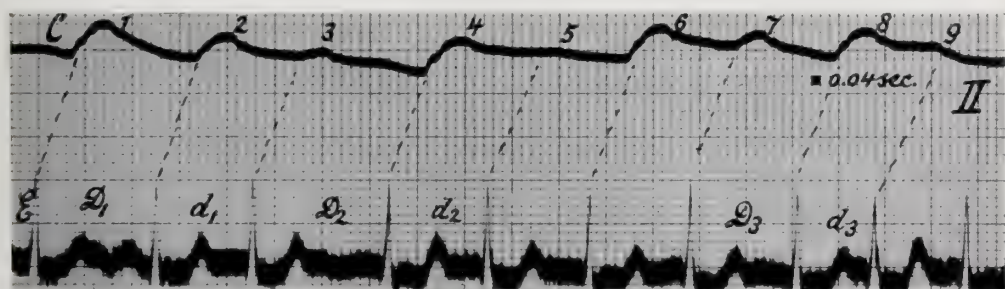


Abb. 269. Dieselbe Kranke wie von der vorangehenden Abbildung. Nach kurzen Pausen d_1 , d_2 , d_3 werden kleine, nach längeren Pausen große Pulse erzeugt.

Die Füllung der Ventrikel ist jedoch nicht die einzige Ursache, welche die Pulsgröße beeinflusst. Es sind auch andere wirksam, denn der Zusammenhang zwischen Pulsgröße und Dauer der unmittelbar vorangehenden Pause tritt bei weitem nicht immer so deutlich hervor wie in der obenstehenden Kurve. Sehr oft spielen andere Faktoren eine überwiegende Rolle, und einige Autoren schlagen diese so hoch an, daß sie sogar das Fehlen einer bestimmten kontinuierlichen Beziehung zwischen Pulsgröße und vorangehender Pause als ein gewisses Kennzeichen des Vorhofflimmerns betrachten.

Welche anderen, die Pulsgrößen beeinflussenden Faktoren machen sich geltend?

Wir weisen erstens auf die Größe des vorausgehenden Pulses hin¹⁾. Unmittelbar nach einem kleinen Puls ist der arterielle Blutdruck etwas niedriger als nach einem großen, und da ein schwaches Herz das Blut leichter gegen einen niedrigen Druck austreibt, wird die Größe des nachfolgenden Pulses so durch den vorangehenden beeinflusst, daß auf einen kleinen eher ein großer folgt und umgekehrt.

Weiter bedenke man, daß durch die Unregelmäßigkeit der Vorhoftätigkeit das eine Mal viel, das andere Mal dagegen wenig Blut während einer Diastole von gleich langer Dauer in die Kammer getrieben wird.

Viele Forscher glauben, daß die Ursache der variablen Pulsgröße in den Ventrikeln selbst gesucht werden muß. So weist WENCKEBACH auf die Möglich-

¹⁾ EINTHOVEN, W. and A. J. KORTEWEG: On the variability of the size of the pulse in cases of auricular fibrillation. Heart Bd. 6, Nr. 2, S. 107. Okt. 1915.

keit negativ inotroper Einflüsse hin, welche die Kontraktilität des Herzmuskels beeinträchtigen könnten. Andere glauben, daß die Kammerdiastole ungenügend zustande komme, und wieder andere, daß durch Verlängerung der refraktären Phase einige Teile des Herzmuskels während der Systole zur Unfähigkeit gezwungen, oder daß die Dauer der Systole verkürzt oder verlängert werden würde.

Es fällt jedoch nicht leicht, diese Erklärungen mit den Ergebnissen der Elektrokardiographie in Übereinstimmung zu bringen. Bei Kranken mit Vorhofflimmern können oft Reihen von Ekg registriert werden, die einander so ähnlich sind, daß wir wohl gezwungen werden anzunehmen, daß unter diesen Umständen die Kontraktionswelle durch den Kammermuskel denselben oder fast denselben Weg durchläuft. Die Art, wie die Kammern sich zusammenziehen und erschlaffen, bleibt unverändert, und nichtsdestoweniger kommen die typischen Schwankungen der Pulsgröße zum Vorschein.

Über die nähere *Ursache* des Vorhofflimmerns haben sich die Meinungen im Laufe der Zeit geändert.

Anfangs wurde allgemein angenommen, daß sich an verschiedenen Stellen der Vorhofwand autonome Reize entwickelten, während man jetzt auch der Möglichkeit Rechnung trägt, daß kreisförmige Wellenbewegungen stattfinden, wie sie oben schon beim Vorhofflattern beschrieben worden sind. Tatsächlich kommen Übergangsformen zwischen Flimmern und Flattern vor und zeigen einige Kranke wohl Flimmern, das dann und wann durch Flattern ersetzt zu werden scheint.

Die Krankheitsbilder des Flimmerns und des Flatterns haben viel Gemeinsames: den plötzlichen Beginn und das ebenso plötzliche Ende; die Dauer, die in einigen Fällen nach Minuten, in anderen nach Jahren gezählt werden muß, und schließlich den Zusammenhang mit den wechselnden Ventrikelfrequenzen. Für letzteres verweisen wir auf den Abschnitt über die erhöhten Frequenzen (S. 854).

3. Störungen im atrioventrikulären Bündel.

Die Störungen, die das Verbindungsbündel aufweist, sind entweder durch Abnahme und Aufhebung des Leitvermögens bedingt, wodurch verschiedene Arten von Block hervorgerufen werden, oder sie werden durch eine erhöhte Reizbarkeit und die Erzeugung autonomer Reize verursacht.

Die letzteren erzeugen Extrasystolen mit atypischen Formen von Ekg. Die Art der Störung und die Stellen, wo sie sich im Reizleitungssystem vorfindet, können elektrokardiographisch diagnostiziert werden.

A. Blockierung.

Wir beginnen mit der *Beeinträchtigung resp. Aufhebung des Leitvermögens*.

a) Unvollständiger Block im ASCHOFF-TAWARA-Knoten.

Dieser Block zeigt sich auf verschiedene Weise. Die Dauer des Intervalls zwischen Vorhof- und Kammersystole kann verlängert sein und die normale Dauer von 0,16 Sekunden weit überschreiten.

Das Intervall kann sich allmählich vergrößern, bis schließlich keine Kammer-systole auf die Vorhofsystole folgt, wie es in Abb. 270 gezeigt wird. In diesen bei drei Ableitungen gleichzeitig aufgenommenen Ekg ist das Vorhof-Kammerintervall bei 1 normal, d. h. 0,14 Sekunde, bei 2 und 3 ist es vergrößert zu resp. 0,2 und 0,24 Sekunde, während bei 4 gar keine Kammersystole mehr folgt und bei 5 die normale Dauer von 0,14 Sekunde wieder hergestellt ist.

Das verminderte Leitvermögen kann sich aber auch so manifestieren, daß die Kammer sich nur auf jede zweite oder auf jede dritte oder vierte Vorhofsystole kontrahiert.

Wir lassen es dahingestellt sein, ob diese Erscheinungen durch eine wirkliche Verminderung des Leitvermögens der Fasern oder durch eine herabgesetzte Erregbarkeit der Knoten des Reizleitungssystems bedingt werden.

b) Vollständiger Block im Knoten.

Ist die Leitung völlig aufgehoben, der Block also komplett, so haben wir — wenigstens wenn keine anderen Herzveränderungen das Krankheitsbild beeinflussen — mit derschon längst bekannten und oft vorkommenden STOKES-ADAMSSchen Krankheit zu tun. Man vergleiche die Kurven auf S. 847 und S. 794. Die Ventrikel schlagen mit ihrer eigenen, von der Vorhoffrequenz völlig unabhängigen Frequenz. Diese ist gewöhnlich viel niedriger als die normale, so daß der Kranke eine ausgesprochene Bradykardie zeigt.

Da die Reize zu den Ventrikelsystolen nicht mehr auf gewöhnliche Weise vom Schrittmacher durch die Vorhofwand zu den Kammern kommen, so müssen wir wohl annehmen, daß sie autonom irgendwo sonst im Reizleitungssystem ihren Ursprung finden. Da wir diese heterotope Reizbildung demnächst ausführlicher besprechen werden, erörtern wir jetzt erst noch einige andere Erscheinungsformen des Blocks selbst.

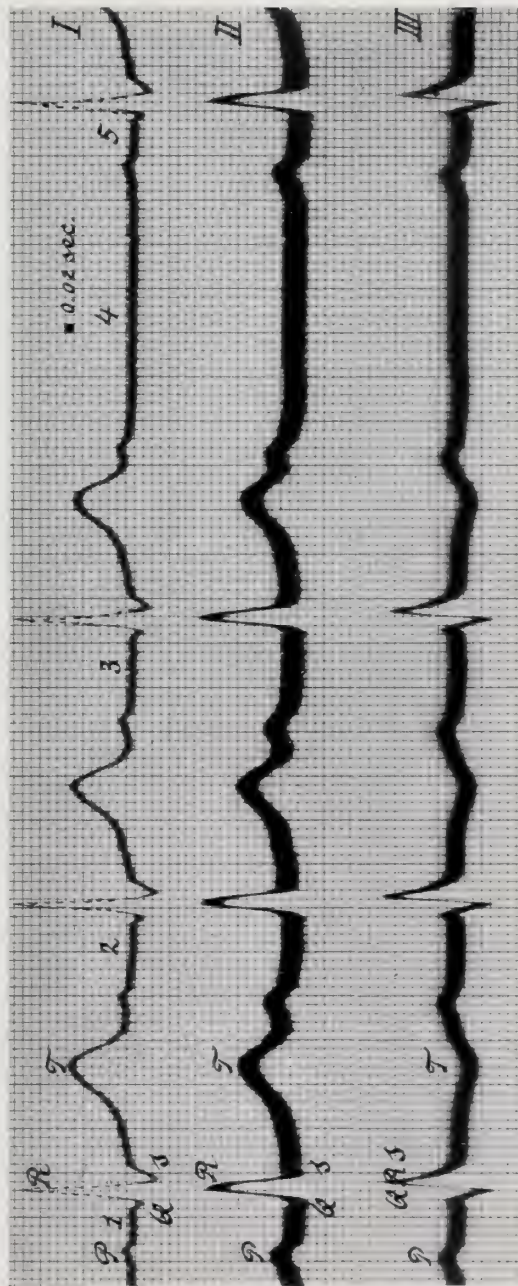


Abb. 270. Ungleiche Vorammer-Kammerintervalle. Bei 1 ist es normal, d. h. 0,14 Sekunde, bei 2 und 3 ist es vergrößert zu resp. 0,2 und 0,24 Sekunde, während bei 4 gar keine Kammerystole mehr folgt und bei 5 die normale Dauer von 0,14 Sekunde wieder hergestellt ist. Bei 3 Ableitungen gleichzeitig registriertes Ekg. Absz. 1 Sk. = 0,02 Sekunde.

c) Vollständiger Block in einem der Schenkel.

Wenn einer der beiden Schenkel des Verbindungsbündels blockiert ist, so erfolgt die Reizleitung nur durch den anderen, was zur Folge hat, daß sich entweder ein Dextro- oder ein Laevogramm bildet¹⁾. Die auf diese Weise ent-

¹⁾ Vgl. Kap. VII, S. 829.

stehenden Kammersystolen werden von LEWIS mit dem wohlgewählten Namen „aberrierende“ bezeichnet. Die Form des Ekg ist identisch mit der Form derjenigen Extrasystolen, die durch Reizbildung in einem der Schenkel bedingt sind. In der Abb. 271 geben wir ein Beispiel der durch aberrierende Kontraktionen erzeugten Laevogramme.

Man unterscheidet die aberrierenden Kammerkontraktionen von diesen letzteren sofort dadurch, daß die erstgenannten regelmäßig und mit normalem Intervall auf eine Vorhofkontraktion folgen.

Auch die Unterscheidung von den Formen, die durch Hypertrophie oder besser gesagt Übergewicht einer Herzhälfte erzeugt werden, ist in den meisten

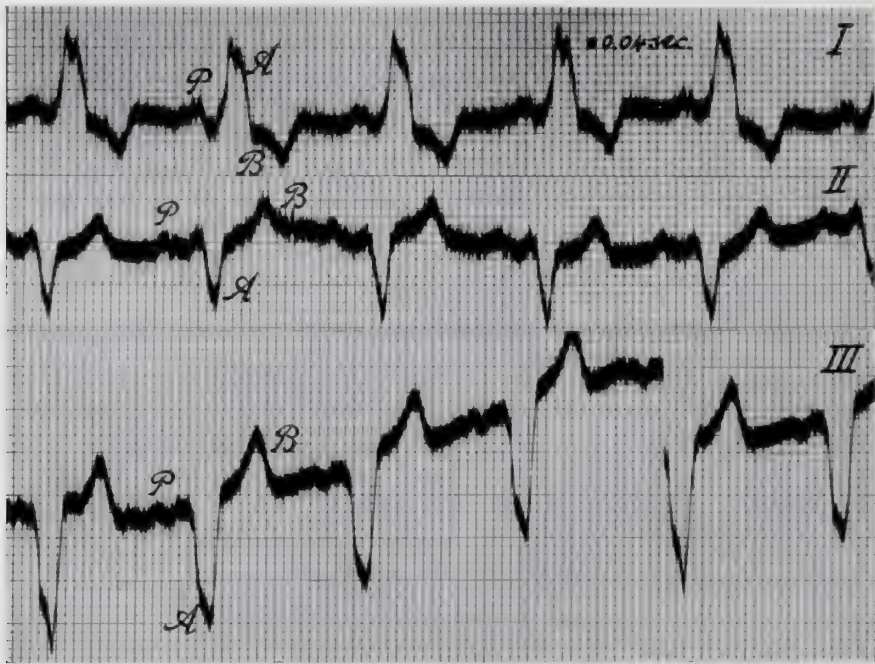


Abb. 271. Aberrierende Kontraktionen mit Bildung von Laevogrammen bei 3 Ableitungen.

Fällen leicht. Wir verweisen für diesen Punkt auf die noch näher zu erörternden elektrischen Vorgänge, die mit jener Abweichung verknüpft sind.

Aberrierende Kammerkontraktionen können beim Hunde, wie wir früher (S. 814) schon erörterten, durch Verabreichung von Morphin hervorgerufen werden. Sie kommen überhaupt ziemlich oft vor, und zwar ist der Block im rechten Schenkel häufiger als im linken. Der Kranke, der diese eigentümliche pathologische Abweichung seiner Herzfunktion hat, kann lange am Leben bleiben und sich wohlbefinden.

d) Unvollständiger Schenkelblock.

Oft zeigt sich der Block zwischen Vorhöfen und Kammern so, daß weder der normale typische Kammerkomplex noch ein reines Dextro- oder Laevogramm auftritt.

In Abb. 272 sieht man ein Beispiel.

Von WILSON und HERRMANN¹⁾ werden derartige Fälle in einer wertvollen Abhandlung als unvollständiger Schenkelblock beschrieben. Der Beweis wird

¹⁾ WILSON, F. N. u. G. R. HERRMANN: An experimental study of incomplete bundle branch block, and of the refractory period of the heart of the dog. Heart Bd. 8, Nr. 2 u. 3, May 1921.

geliefert, daß sie nicht durch etwaige Abweichungen der feinen Verzweigungen des Bündels, sondern durch verlangsamte Leitung in einem der beiden Hauptschenkel erzeugt werden. Sie konstruieren Kurven, die sie durch algebraische Summierung eines Laevogramms und eines Dextrogramms zusammensetzen,

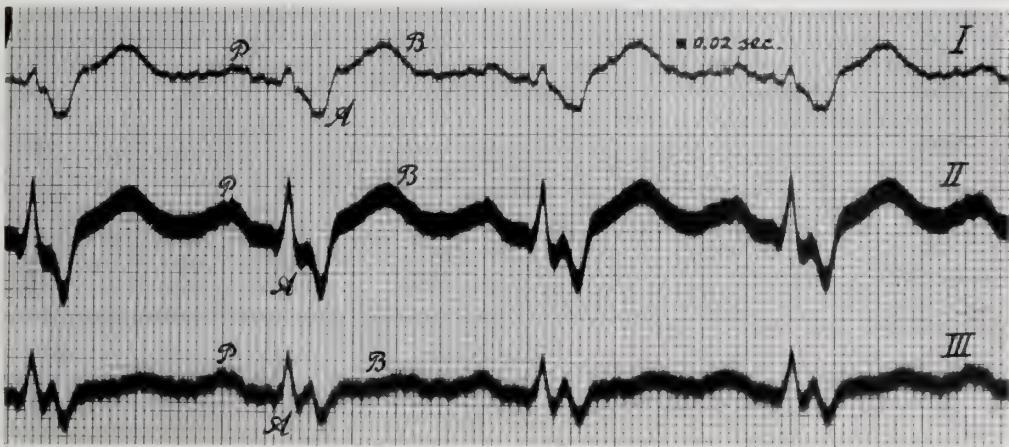


Abb. 272. Aberrierende Kontraktionen ohne Bildung reiner Laevo- oder Dextrogramme.

wobei sie in einem von beiden eine gewisse Verspätung gegen das andere annehmen. Diese konstruierten Kurven sind denjenigen der unmittelbar von den Kranken erhaltenen sehr ähnlich.

B. Autonome heterotope Reizbildung im Bündel.

a) Reizbildung im Knoten von ASCHOFF-TAWARA.

Wir erörtern schon bei den Vorhoferkrankungen die Erscheinung, daß der Reiz nicht im Schrittmacher, sondern irgendwo sonst in der Wand der Vorhöfe gebildet werden kann. Diese heterotope autonome Reizbildung kann fast in jedem Punkte des Reizleitungssystems stattfinden. Oft ist der atrio-ventrikuläre Knoten der Ausgangspunkt, so wie dies z. B. der Fall ist bei der

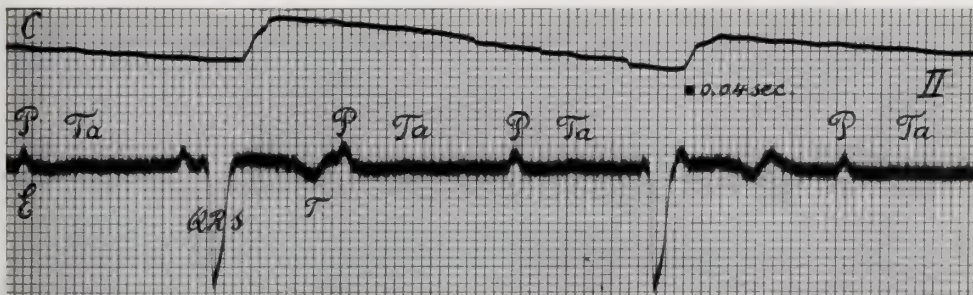


Abb. 273. STOKES-ADAMS' Krankheit mit Hypertrophie der I. Kammer. C = Carotispuls, E = Ekg. Abl. II.

oben schon genannten STOKES-ADAMS'schen Krankheit, bei welcher der Block zwischen Vorhöfen und Kammern komplett ist und die Kammern, obgleich mit verminderter Frequenz, doch einen eigenen regelmäßigen Rhythmus unterhalten (s. die Kurven 206 und 207 der S. 794).

Ist die Dissoziation mit einem Überwiegen der linken oder der rechten Kammer verknüpft, so kommt diese Abweichung in der Kurvenform auch zum Vorschein, wie z. B. in Abb. 273 gezeigt wird. Man kann also elektrokardiographisch

neben der Dissoziation eine Aufklärung über den Zustand des Kammermuskels erhalten. Denn solange der Reiz seinen Sitz supraventrikulär hat, d. h. daß er entweder von dem Vorhof durch den Knoten geleitet wird oder unmittelbar vom Knoten selbst herrührt, ist die Form des Ventrikelkomplexes eine typische. Aus der sehr geringen Kammerfrequenz, die zu 32 und sogar 16 pro Minute herabsinken kann, muß man schließen, daß wir es in diesen Fällen nicht mit einer erhöhten Reizbarkeit zu tun haben. Wenn der normale, von dem Vorhof kommende Reiz blockiert ist und der atrioventrikuläre Knoten also während abnorm langer Zeit in Ruhe gelassen wird, so wird er immer autonom tätig. Die geringe, dabei auftretende Kammerfrequenz ist die eigene Frequenz des Knotens.

b) Entschlüpfen eines heterotopen Reizes und retrograde Reizleitung.

Es braucht kein atrioventrikulärer Block vorhanden zu sein, um das Reizleitungssystem der Kammern in automatische Tätigkeit zu versetzen. Wenn diese lange genug in Ruhe verharren, d. h. wenn der Sinusrhythmus träge genug ist oder der Impuls des Vorhofs zur Kammer aus irgendeiner Ursache zu lange ausbleibt, sieht man oft, daß eine autonome Kammersystole entschlüpft (escape von LEWIS).

In der untenstehenden Abb. 274 reproduzieren wir einer Kurve, die das oben Gesagte erläutern kann. Der gewöhnliche, vom Sinus ausgehende Impuls kommt

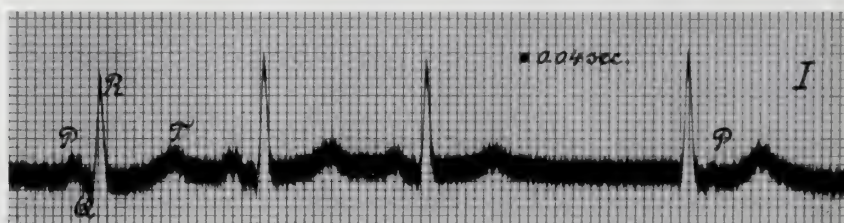


Abb. 274. Nach langer Pause ein Entschlüpfen einer autogenen Kammerkcontraktion.

hier in der letzten Herzperiode so spät, daß die Vorhofkontraktion *P* erst beginnt, nachdem der vom atrioventrikulären Knoten ausgehende Impuls die Kammer schon in Tätigkeit versetzt hat. Bisweilen kommt der Sinusimpuls noch später, so daß der vom atrioventrikulären Knoten ausgehende Extrareiz die Vorhöfe noch vollkommen unerregt vorfindet und einerseits durch

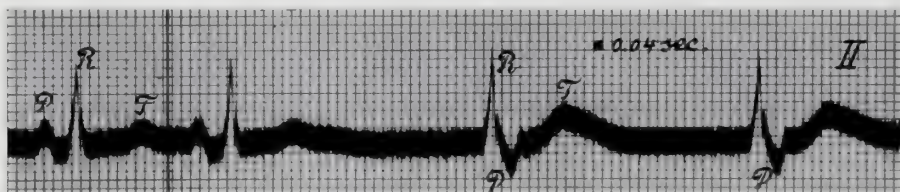


Abb. 275. Nach längeren Pausen entschlüpfen einige autogene Kammersystolen. Retrograde Leitung durch die Vorhöfe.

die Schenkel nach den Kammern, andererseits aber retrograd durch die Vorhöfe geleitet wird. Diese zeigen dann eine negative *P*-Zacke, wie durch Abb. 275 erläutert wird. Es kommt auch vor, daß die *P*-Zacke auf solche Weise mit dem Kammerkomplex verschmilzt, daß sie nicht ins Gesicht fällt.

Ein schönes Beispiel retrograder Leitung ist in der Kurve Abb. 276 reproduziert worden. Sie gibt die Folgen von Vagusreizung beim Frosch wieder.

E ist das Ekg, *V* das Mg der Kammer, während *A* das Mg des Vorhofs andeutet. Der erste Teil der Abbildung gibt den normalen Zustand wieder, der zweite Teil die Folgen einer Vagusreizung. Man sieht, daß jeder Erhebung des Vorhof-

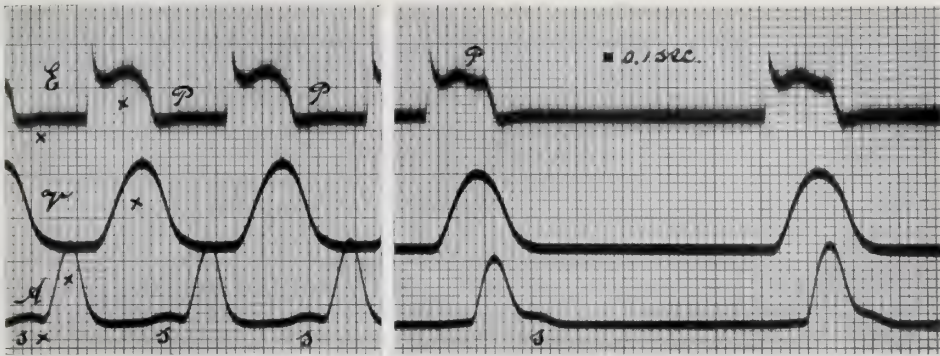


Abb. 276. Retrograde Leitung im Herzen des Frosches nach Vagusreizung. *E* = Ekg, *V* = Ventrikelmechanogramm, *A* = Mechanogramm der Vorhöfe, *s* = Sinus. Die mit einem \times angegebenen Erhebungen gehören zu derselben Herzperiode. 1. Teil der Kurven vor, 2. Teil nach Vagusreizung. Aufgenommen von VAN DER BIJL.

Mg eine kleine mit *s* angedeutete Erhebung des Sinus vorausgeht. Die zu derselben Herzperiode gehörigen Erhebungen sind in der Abbildung mit einem \times angegeben worden. Die Reihenfolge ist natürlich so, daß erst eine Sinuserhebung, dann eine Vorhof- und schließlich eine Kammererhebung folgt, während das Ekg ungefähr 1 mm früher kommt als das Mg. Eine nichtgewollte kleine Andeutung des Vorhof-Eg ist in der Kurve mit *P* angegeben worden.

Nach der Vagusreizung sieht man die retrograde Reihenfolge, also erst die Kammer-, dann die Vorhof- und schließlich die Sinuserhebung. Die ungewöhnliche Kurve ist von VAN DER BIJL aufgenommen worden. Eine so in allen Teilen des Herzens komplette retrograde Leitung ist mir aus der Literatur nicht bekannt.

Wie lange die Pause dauern muß, um eine entschlüpfende Kontraktion der Kammer zu veranlassen, hängt von der Reizbarkeit des Reizleitungssystems ab.

Viele Leute zeigen in der Ruhe bei mäßiger Pulsfrequenz ein wiederholtes Entschlüpfen von Kammerkontraktionen, während diese für sie oft unangenehme Erscheinung verschwindet, sobald sie durch eine geringe Körperbewegung ihr Herz schneller schlagen lassen. Dadurch, daß die Pause des Reizleitungssystems verkürzt wird, wird ihm die Gelegenheit zu autonomer Reizbildung genommen.

c) Erhöhte Reizbarkeit und verfrühte Kammersystolen.

Es kommt aber oft vor, daß die Reizbarkeit des Systems pathologisch erhöht ist. Man sieht dann in einer Reihe regelmäßiger, je einer Vorhofkontraktion folgender normaler Kammersystolen plötzlich eine verfrühte Kammerkontraktion auftreten.

d) Reizbildung in einem der Schenkel.

Wenn der Reiz seinen Sitz nicht supraventrikulär hat, sondern in einem der Schenkel des Bündels gebildet wird, so geht das typische Bild des Kammerkomplexes verloren, und es entsteht, wie wir schon früher auseinandergesetzt haben, ein Dextro- oder Laevogramm, das dieselbe Form hat wie eine durch

Schenkelblock bedingte aberrierende Kammerkontraktion. Selbstverständlich kommt hier aber ein Laevogramm bei der Reizbildung links, ein Dextrogramm bei der Reizbildung rechts zustande. Letzteres ist in Abb. 277 der Fall.

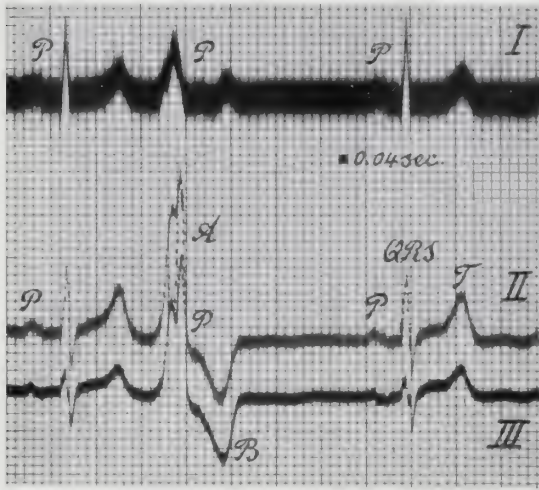


Abb. 277. Bei den 3 Ableitungen gleichzeitig aufgenommenes Dextrogramm.

Die genaue Form wird durch die Stelle, wo der Reiz sich im Schenkel bildet, und die Leitfähigkeit des Schenkels bedingt.

Die autonome heterotope Systole kann leicht von einer aberrierenden Herzkontraktion dadurch unterschieden werden, daß die letztgenannte immer in der normalen Zeit auf eine Vorhofkontraktion folgt, während die erste gewöhnlich deutlich verfrüht auftritt und ihr keine *P*-Zacke vorangeht. Tritt die Extrasystole sehr früh auf, so kommen die gewöhnlichen Herztöne, die bei einem mit Blut gefüllten Herzen durch eine plötzliche Anspannung der Klappen und der Herzwand erzeugt werden, nicht zustande. Die Abb. 278 kann das Gesagte erläutern.

Ein verfrühtes oder prämaures Auftreten der Kontraktion, die den sonst regelmäßigen Rhythmus unterbricht, rechtfertigt die Bezeichnung „Extrasystole“. Wir haben S. 840 schon bei der Erörterung der heterotopen Reizbildung im Vorhofe eine von den *Vorhöfen* ausgehende Extrasystole kennengelernt, die man von der jetzt in Rede stehenden *Kammerextrasystole* zu unterscheiden hat.

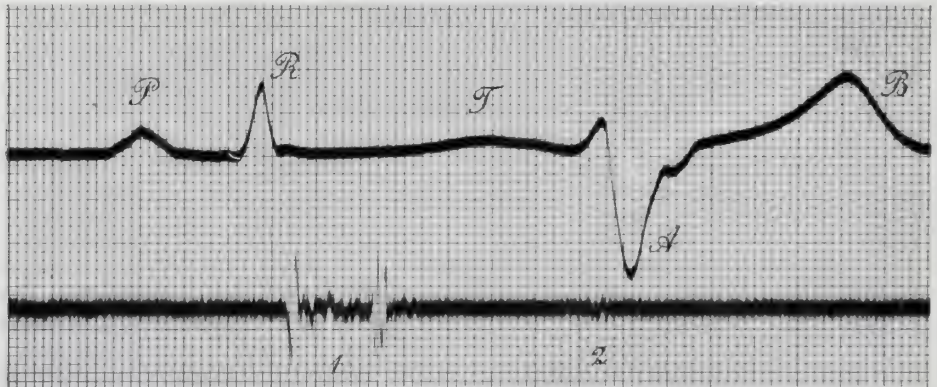


Abb. 278. Sehr verfrühte Extrasystole, die kaum einen Herzton erzeugt. Laevogramm. Ekg bei Abl. II, Spitzenton. Absz. 1 Sk. = 0,01 Sekunde.

Eine Kammerextrasystole fällt gewöhnlich in eine Zeit, wo auch der Vorhof eine Kontraktion vollbringt. Die beiden zusammenfallenden Systolen können wohl oft in der Kurve voneinander unterschieden werden, namentlich wenn die Vorhofzacke *P* durch ihre Form und durch den von ihrem eigenen Rhythmus bedingten Zeitpunkt des Auftretens gekennzeichnet ist. In den meisten Fällen tritt sie zu einem solchen Zeitpunkte auf, daß der von ihr ausgehende Reiz die Ventrikel entweder in ihrer Systole oder unmittelbar nachher, in beiden Fällen

aber in ihrer refraktären Phase erreicht. Dadurch muß die normale, auf die *P*-Zacke folgende Kammersystole ausbleiben. Da erst die nachfolgende Vorhofkontraktion wieder eine Kammersystole bedingt, kommt eine vollkommene kompensatorische Pause zustande.

Bisweilen findet man nach einer Extrasystole einen ziemlich plötzlichen Abfall des Hebels, mit dem man den Puls registriert. Untenstehende Kurve (Abb. 279) macht das ersichtlich. Die Ursache dieses mit *n* angedeuteten Nieder-



Abb. 279. Scheinbar negativer Puls nach einer Extrasystole.

ganges muß wahrscheinlich so erklärt werden, daß bei der Aufnahme, die mittels einer Kapsel am Halse gemacht wird, neben der *A. carotis* auch die *V. jugularis* einen Einfluß auf die Lage des Schreibhebels ausübt.

e) Interpolierte Systolen.

Eine Kammersystole kann den regelmäßigen Herzrhythmus auf die verschiedenste Weise unterbrechen. Sie kann in einem Falle so früh kommen, daß die Zeit der Diastole fast verschwindet, vgl. die letzte Abbildung, während sie anderenfalls so spät zum Vorschein kommt, daß der vom Vorhofe kommende

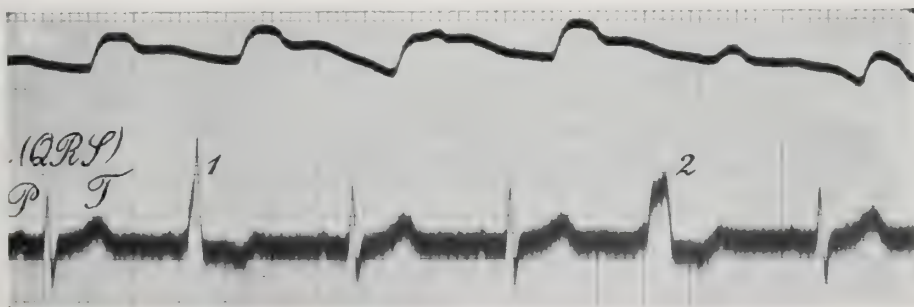


Abb. 280. Bei 1 eine interpolierte Systole.

Reiz sich mit dem in den Ventrikeln sich entwickelnden Extrareiz mischt. Die Systole wird dann eine „interpolierte“ genannt, und der Ventrikelkomplex des Ekg zeigt eine dem doppelten Ursprung entsprechende gemischte Form. In der Kurve findet man bei 1 eine interpolierte Systole abgebildet.

f) Die Kraft einer atypischen Herzsystole.

Die Kraft einer atypischen Herzkontraktion kann mittels des Ekg auf indirektem Wege beurteilt werden. Vor der Anwendung der Elektrokardiographie wurde der Zusammenhang zwischen den Extrasystolen und den Er-

scheinungen des Pulses nicht recht verstanden. Man schrieb die Verkleinerung des Pulses dem Umstande zu, daß das Herz eine schwächere Kontraktion vollbrachte. Bei einem Pulsus intermittens wurde angenommen, daß entweder eine Herzsystole ganz ausfiel oder diese doch so schwach war, daß die linke Kammer nicht imstande war, das Blut gegen den in der Aorta herrschenden Druck auszutreiben. Eine solche Systole wurde eine „frustrane“ genannt.

Die Sachlage ist aber eine andere.



Abb. 281. Eine spät auftretende Extrasystole, die einen ziemlich kräftigen Puls erzeugt.

Wie schon im Abschnitt V bemerkt wurde, hat man allen Grund anzunehmen, daß bei der Vergleichung einiger nahezu dieselbe Form besitzenden Ekg die Höhe der Spitzen einigermaßen einen Maßstab für die Kraft der Herzkontraktionen angibt. Dieser Maßstab geht verloren, sobald wir zwei verschieden ausgebildete Ekg miteinander vergleichen müssen, und in dieser Verlegenheit befinden wir uns, wenn wir mit Hilfe unserer galvanometrischen Kurven die Kraft einer atypischen Herzkontraktion unmittelbar aus der einer normalen Systole ableiten wollen.

Dennoch kann unser Zweck, die Kraft einer atypischen Herzkontraktion kennen zu lernen, leicht erreicht werden. Dazu braucht man nur einen kleinen

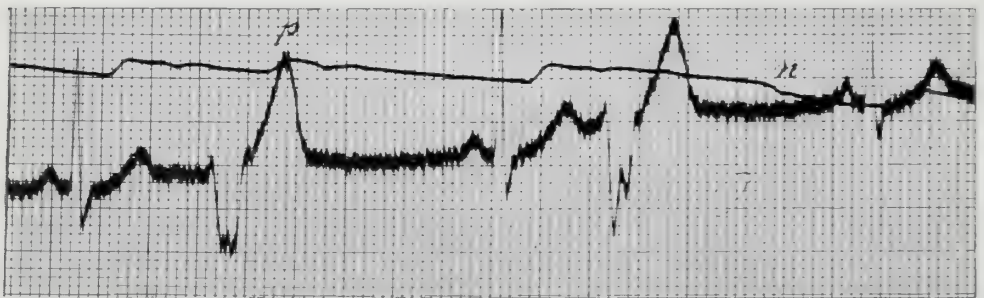


Abb. 282. Die erste Extrasystole tritt später auf und erzeugt einen großen Puls. Die zweite Extrasystole tritt früh auf und erzeugt einen scheinbar negativen Puls.

Umweg einzuschlagen. Erst vergleiche man einige in derselben Kurvenreihe geschriebene atypische Ekg miteinander. Man sieht dann, daß diese oft in nahezu jeder Hinsicht miteinander übereinstimmen, woraus man schließen darf, daß die Kontraktionen, denen sie entsprechen, auch eine gleiche Kraft entwickelt haben.

Nun kann der Effekt einer atypischen Herzkontraktion mit der einer normalen mittels des Pulses verglichen werden, wenn nur die atypische Kontraktion sich in einem Augenblick entwickelt, in dem unter gewöhnlichen Verhältnissen eine normale Systole erfolgen würde. Allerdings sind die atypischen Kon-

traktionen in der Regel verfrüht und dürfen alsdann wegen ihres unzeitigen Eintrittes Extrasystolen genannt werden; allein bisweilen ist die Verfrühung so gering, daß sie kaum noch in Betracht gezogen werden braucht.

Ein paar Beispiele dieses Verhaltens findet man in den Abb. 281 und 282. Wir sehen, daß in Abb. 281 und bei *p* in Abb. 282 der auf eine atypische Herzkontraktion erfolgende arterielle Puls nahezu ebenso groß ist wie der durch eine normale Systole herbeigeführte, woraus wir schließen müssen, daß der Effekt, also auch wahrscheinlich die Kraft beider Kontraktionsarten nur wenig verschieden ist.

Früher konnte man die spät auftretende, einen relativ großen Puls erzeugende atypische Herzkontraktion nicht von einer normalen unterscheiden. Jetzt ist die Unterscheidung leicht. Vergleicht man erstens die normalen mit den spät auftretenden extrasystolischen Pulsen, zweitens die Form und Dimensionen der in verschiedenen Zeiten erzeugten extrasystolischen Kammerkomplexe miteinander, so muß man wohl schließen, daß alle Extrasystolen — auch die, welche wegen ihrer Frühzeitigkeit keinen Puls erzeugen — ebenso kräftig sind wie die normalen, typischen Systolen.

Das Aussetzen des Pulses kann folglich nicht der Unzulänglichkeit, Unvollständigkeit, Kraftlosigkeit der Kontraktion zugeschrieben werden, sondern ist einzig und allein aus dem unzeitigen Auftreten derselben zu erklären. Bevor die Diastole eingetreten ist, in einem Augenblick, in dem die Kammern noch blutleer sind, fängt schon die neue Systole an, und, weil diese kein Blut vorfindet, um es in die Arterien zu treiben, muß selbstverständlich der Puls aussetzen.

Daß im allgemeinen die Dextro- und Laevogramme die Ausdrücke kräftiger Herzsystolen sein können, beweisen die Kranken, die ausschließlich aberrierende Herzkontraktionen entwickeln. Man vergleiche auch die großen Pulse der Kurve 290, S. 858.

Schließlich sei noch eine der allgemeinen Herzphysiologie entlehnte Erwägung angeführt. Das Alles-oder-nichts-Gesetz spricht dafür, daß die Kraft einer Systole immer als gleich groß zu betrachten ist, die Kontraktion möge typisch oder atypisch verlaufen. Denn immer gibt es eine gewisse Phase der Systole, in welcher alle Herzmuskelfasern sich gleichzeitig im Kontraktionszustande befinden. Die atypische Form der Systole ist also nicht durch eine Veränderung der erzeugten Kraft gekennzeichnet, sondern nur durch den Weg bedingt, den die Kontraktionswelle im Muskel nimmt.

g) Herzbigeminie.

Wenn nach jeder normalen Systole eine Extrasystole auftritt, entsteht die *Herzbigeminie*. In Abb. 283 sieht man ein Beispiel dieser eigentümlichen

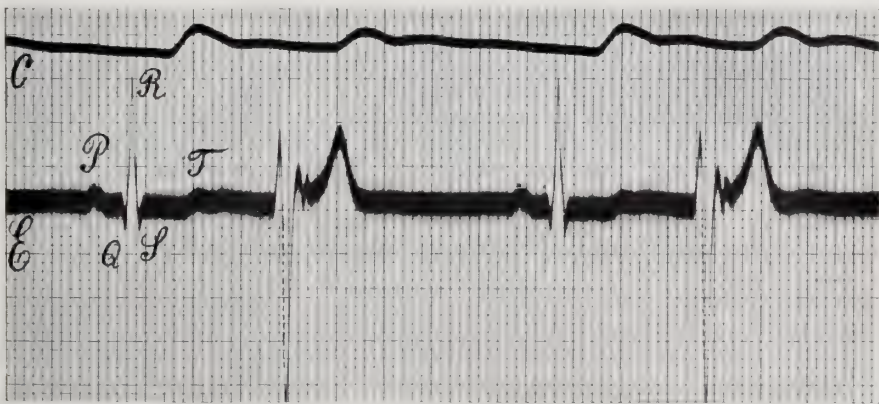


Abb. 283. Bigeminie mit Bildung von Laevogrammen. C Carotispuls, E Ekg bei Abl. III.

Arrhythmie, die durch die Bildung von Laevogrammen, in Abb. 284 durch die Bildung von Dextrogrammen bedingt ist. In beiden Abbildungen wird — wie aus dem oben Gesagten hervorgeht — die Verkleinerung jedes zweiten Pulses nicht durch die geringere Kraft, sondern durch das verfrühte Auftreten der Extrasystolen hervorgerufen.



Abb. 284. Bigeminie mit Bildung von Dextrogrammen. Carotispuls, Herztöne und Ekg bei Abl. III.

Es ist klinisch wichtig, diese relativ harmlose Krankheit von dem Symptom des Pulsus alternans, den wir im letzten Abschnitt näher erörtern werden, zu unterscheiden.

Es sei noch erwähnt, daß es Kranke gibt, bei denen so zahlreiche Extrasystolen vorkommen, von denen einige mehr, andere weniger verfrüht auftreten, daß man bei der Palpation des Pulses glauben könnte, es mit einem durch Vorhofflimmern bedingten Falle von Pulsus irregularis perpetuus zu tun zu haben.

C. Die erhöhten Frequenzen.

Es erscheint uns wünschenswert, noch eine kurze Übersicht über die Ursachen folgen zu lassen, durch die eine erhöhte Herzfrequenz bedingt sein kann.

a) Einfache Tachykardie.

Eine einfache Frequenzerhöhung, wie sie z. B. durch Körperanstrengung, Fieber, Gemütsbewegungen, veränderten Atemrhythmus, Basedowsche Krankheit usw. hervorgerufen wird, muß scharf von einer paroxysmalen Tachykardie



Abb. 285. Einfache Tachykardie bei BASEDOWScher Krankheit. Frequenz 150. Die Form des Ekg ist normal. Abl. II.

unterschieden werden. Bei der ersteren kommt — abgesehen von der Frequenz selbst — in der Art und Weise, wie sich das Herz zusammenzieht, nichts Abnormes vor.

Sie ist von einem verminderten Vagustonus oder einem erhöhten Reizzustande des sympathischen Systems bedingt. In Abb. 285 reproduzieren wir

zur Erläuterung die Kurve eines Patienten mit Basedowscher Krankheit, dessen Pulsfrequenz die Höhe von 150 pro Minute erreicht, ohne daß etwas Besonderes an der Form der Ekg beobachtet werden kann.

Bei der *einfachen* Tachykardie, zu welcher auch die Sinusarrhythmie gerechnet werden kann, tritt die Frequenzänderung immer allmählich auf, verschwindet ebenso wieder. Dagegen erscheinen und verschwinden die *paroxysmalen* Tachykardien immer plötzlich.

b) Paroxysmale Tachykardie durch erhöhte Reizbarkeit der Vorhöfe.

Auf S. 840 wurden die verfrühten Vorhofsystolen erörtert, die durch eine ektopische Reizbildung im Vorhof, also durch eine örtliche Veränderung der

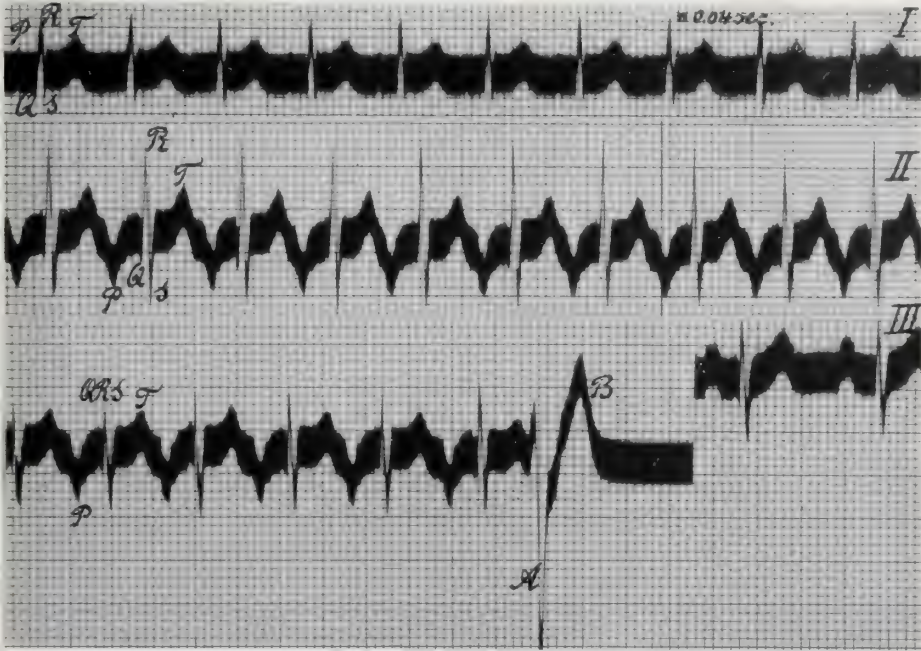


Abb. 286. Einfache aurikuläre paroxysmale Tachykardie. Frequenz 140. Die *P*-Zacken in den Ableitungen II und III sind negativ. In der dritten Kurve hört die Tachykardie plötzlich auf, indem eine ventrikuläre Extrasystole gebildet wird. Danach sind die *P*-Zacken wieder positiv.

Stelle des Schrittmachers, erzielt werden. Es kommt vor, daß bei erhöhter Reizbarkeit der Vorhofwand eine Anzahl dieser verfrühten ektopischen Vorhofkontraktionen unmittelbar aufeinander folgen. Wenn jede derselben eine Kamersystole erzeugt, so entsteht ein Anfall von paroxysmaler Tachykardie.

LEWIS nennt diese Art der Frequenzerhöhung *einfache paroxysmale Tachykardie*, und weil sie ihren Ursprung in den Vorhöfen hat, muß man sie auch *aurikulär* nennen.

In vielen Fällen erkennt man sie sofort durch die Form der *P*-Zacke, die oft nach unten gerichtet ist. Wenn diese eine weniger ausgesprochene Formveränderung zeigt, kann man die Art der Abweichung durch Vergleichung mit dem Ekg im normalen Zustande des Patienten ausfindig zu machen versuchen.

In Abb. 286 ist ein Fall von einfacher paroxysmaler Tachykardie reproduziert, wobei die Frequenz ungefähr 140 pro Minute beträgt. In den Ableitungen II und III ist die *P*-Zacke negativ. In der letzten Kurve hört die

Tachykardie nach einer ektopischen autonomen Kammersystole — einem Laevogramm — plötzlich auf. Die Vorhofzacken sind positiv geworden, und die Frequenz ist auf 97 pro Minute zurückgegangen.

c) Tachykardie beim Vorhofflattern.

Der durch einen eigentümlichen zirkulären Kontraktionsvorgang im Vorhofmuskel bedingte Zustand von Vorhofflattern oder Atriotachysystolie ist auf Seite 840 näher beschrieben worden. Bei dieser Abweichung hängt die Frequenz der Kammerschläge von dem Maße der Blockierung zwischen Vorhöfen und Kammern ab. Ist die Vorhoffrequenz z. B. 300, so schlagen die Kammern oft mit 150 Schlägen pro Minute. Nur ausnahmsweise scheint es vorzukommen, daß auf jede Vorhofkontraktion eine Kammersystole folgt, wobei dann enorme Frequenzen erreicht werden können.

d) Tachykardie bei Vorhofflimmern.

Eine der oft vorkommenden Ursachen der paroxysmalen Tachykardie ist der Zustand des Vorhofflimmerns. Dieser Zustand, der mit dem des Vorhofflatterns verwandt ist, tritt ebenso wie letzterer plötzlich auf und verschwindet auch plötzlich. Wie schon früher gesagt wurde, kann er das eine Mal eine Minute, das andere Mal viele Stunden andauern, in wieder anderen Fällen muß die Krankheit als ein bleibender Zustand betrachtet werden.

Die Frequenz der beim Vorhofflimmern schlagenden Kammern wird ebenso wie bei der Vorhofftachysystolie durch das Maß der atrioventrikulären Blockierung bedingt. Ohne Blockierung kommen große Frequenzen von etwa 200 pro Minute vor, andererseits kommt bei vollkommenem Hindernis der Erregungsleitung die Eigenfrequenz der Kammern zum Vorschein und kann eine Bradykardie von etwa 32 Schlägen pro Minute erzeugt werden.

e) Ventrikuläre paroxysmale Tachykardie.

Dieses Symptom kommt nicht so oft vor¹⁾ und hat eine weniger günstige Prognose. Die Unterscheidung von den von den Vorhöfen bedingten Tachykardien



Abb. 287. Kurz dauernde ventrikuläre Tachykardie beim Hunde. Die Vorhöfe fahren fort, in ihrem eigenen Rhythmus zu schlagen. *V* = Druckkurve der *L*-Kammer, *F* = Puls der *A. femoralis*, *E* = Ekg. Abl. II.

ist aber nicht immer leicht. Um die Diagnose sicher stellen zu können, muß im Ekg der Kammerkomplex seinetypische Form geändert haben. Man soll auch

¹⁾ Man vgl. G. CANBY ROBINSON u. G. R. HERRMANN: Paroxysmal Tachycardia of ventricular origin, and its relation to coronary occlusion. Heart Bd. 8, Nr. 1, S. 59. Febr. 1921.

imstande sein mittels der *P*-Zacken nachzuweisen, daß die Vorhöfe in ihrem eigenen Rhythmus zu schlagen fortfahren.

In obenstehender Abb. 287 reproduzieren wir die von DASBACH aufgenommene Kurve von einem durch Aconitin vergifteten Hunde, der den Anfang und das Ende einer kurz dauernden ventrikulären Tachykardie zeigt.

4. Abweichungen im Kammermuskel.

a) Abgeschwächte Systolen mit niedrigen *T*-Zacken in den drei Ableitungen.

Während die *T*-Zacke in Ableitung III auch bei normalen Personen oft niedrig oder negativ sein kann, kann man dasselbe nicht für T_I und T_{II} behaupten. Sobald die manifeste Größe der *T*-Zacke klein ist und diese also in den gesamten drei Ableitungen unter einer gewissen Höhe bleibt, hat man einen Grund zur

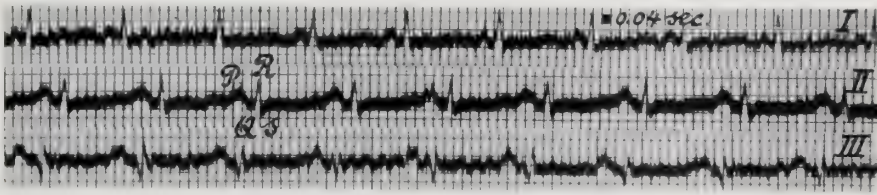


Abb. 288. Insufficiencia cordis. Kleine *Q R S*-Gruppen, fast keine *T*-Zacken und einige kleine Wellen während der Diastole.

Vermutung, daß der Kranke eine abgeschwächte Herzaktion hat. In Abb. 288, findet man dafür ein Beispiel. Die Kranke war cyanotisch, hatte eine vergrößerte Leber und starken Ascites; das Herz war also entschieden insuffizient. Man findet kaum eine Spur der *T*-Zacke in den Kurven.

Einige wenige Tage nach den oben reproduzierten elektrokardiographischen Aufnahmen zeigte sie Vorhofflimmern. Es sei hier erwähnt, daß ein Kleinsein oder Fehlen der *T*-Zacke ziemlich oft bei Kranken konstatiert werden kann, die Vorhofflimmern zeigen. Wir müssen aber daran erinnern, daß namentlich die *T*-Zacke unter dem Einflusse verschiedener Umstände ihre Höhe verändern kann, wie wir schon in den Abschnitten IV und VII zur Genüge dargetan haben.

b) Pulsus alternans.

Bei der Besprechung der abgeschwächten Systole ist es am Platze, auch das Symptom des Pulsus alternans zu erörtern, das oft ein bedenkliches Zeichen bei einem Herzkranken darstellt und von der Herzbigeminie streng unterschieden werden muß. Bei hohem Blutdruck und großer Pulsfrequenz kommt auch bei ziemlich kräftigen Herzschlägen ein Alternieren des Pulsus nicht selten vor; wenn es aber bei niedriger Herzfrequenz und nicht besonders hohem Blutdruck auftritt, so kann man wohl immer auf eine Unzulänglichkeit der Herzaktion schließen.

Beim Pulsus alternans wechseln größere und kleinere Pulswellen regelmäßig ab, während die gegenseitige Distanz — im Gegensatz zu dem Befunde bei Bigeminie — ungefähr gleichbleibt. Die Ekg, die den größeren und den kleineren Pulsen entsprechen, haben dieselbe Form, obgleich die Höhe ihrer Zacken verschieden sein kann. Merkwürdigerweise fehlt eine Gesetzmäßigkeit in der Beziehung zwischen Pulsgröße und Zackenhöhe. Bald entspricht das Ekg mit den höheren Zacken einem größeren, bald einem kleineren Puls. Bisweilen ist keine Spur des Alternierens im Ekg sichtbar, während es im Puls deutlich zum Vorschein kommt, bisweilen ist das Verhalten aber gerade umgekehrt.

In der Kurve 289 ist ein Alternans bei einem mit Aconitin vergifteten Hunde abgebildet, wobei die höheren *R*-Zacken des Ekg den größeren Pulswellen entsprechen. Auch die Kammerdruckkurve alterniert, aber wie wir schon früher

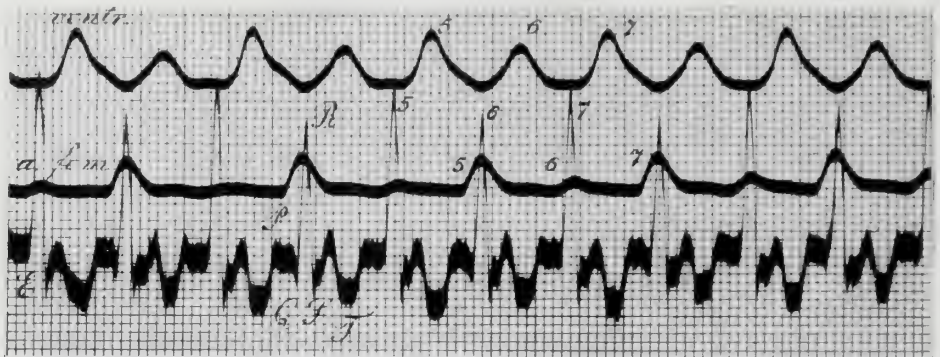


Abb. 289. Pulsus alternans beim Hunde. Ventrikeldruckkurve, Femoralpuls und Ekg. Die höheren Pulswellen entsprechen den größeren elektrischen Schwankungen.

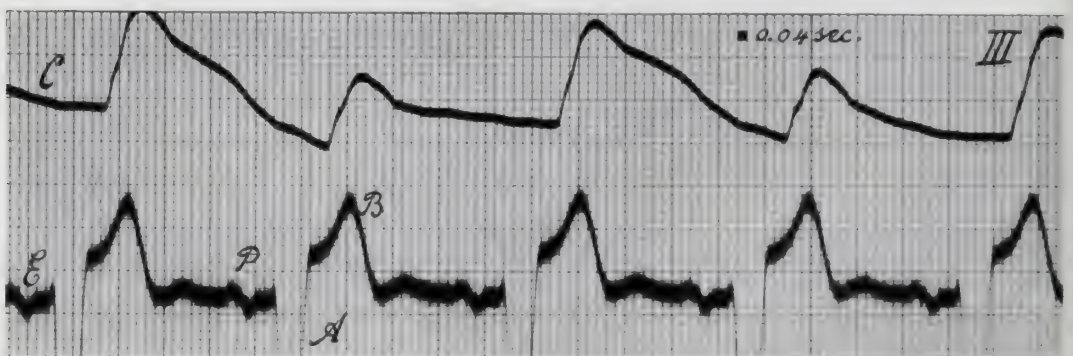


Abb. 290. Pulsus alternans bei aberrierenden Laevogrammen.



Abb. 291. Pulsus pseudo-alternans. Carotispuls, Herztöne, Ekg.

bemerkt haben, kann man daraus nicht schließen, daß auch die Kraft der Systole wechselt.

In der Kurve (Abb. 290) ist der Pulsus alternans einer Kranken mit aberrierenden Systolen abgebildet. Diese letzteren haben, wie schon betont wurde, prognostisch an und für sich keine schlechte Bedeutung; der Alternans gibt aber an, daß beim herrschenden Blutdruck das Herz nicht mehr imstande ist, sich völlig zu entleeren. Der Rhythmus der Herzaktion ist regelmäßig, die Intervalle

zwischen den aufeinanderfolgenden Systolen sind gleich groß, und doch ist jeder zweite Puls verkleinert. Die größeren Stromschwankungen entsprechen in unserem Falle den kleineren Pulsen und die kleineren Stromschwankungen den größeren.

Da der Moment, in welchem der Puls im Sphygmogramm auftritt, von verschiedenen Umständen, u. a. auch von den Eigenschaften der Schreibapparate abhängig ist, kann es bisweilen schwierig sein, bei ausschließlicher Puls-schreibung einen Alternans von einer Bigeminie, die man unter diesen Umständen wohl *Pseudoalternans* nennen dürfte, zu unterscheiden. Die Ekg geben dann, wie mit Abb. 291 veranschaulicht wird, die Entscheidung und machen es leicht, den Pseudoalternans zu diagnostizieren.

c) Einseitige Hypertrophie des Herzens.

Die Form des Ekg ermöglicht es, fast mit Sicherheit eine einseitige Herzhypertrophie oder, besser gesagt, ein Überwiegen der einen Herzhälfte über die andere festzustellen. Durch die genauen und sorgfältigen Diagnosen meines verehrten Kollegen NOLEN konnten die hierauf bezüglichen Tatsachen ganz einfach konstatiert werden. Er diagnostizierte im Krankenhaus in einem Falle eine Insuffizienz der Mitralklappen mit Hypertrophie des rechten Herzens; wir fanden dabei telekardiographisch eine außergewöhnlich hohe, positive *R*-Zacke bei Ableitung III, während *R_I* negativ war.

Die manifeste Größe der wichtigen Zacke der *QRS*-Gruppe betrug 2,7 Millivolt, ihr Winkel $\alpha \dots 116^\circ$. Als er in einem anderen Falle Aorteninsuffizienz mit Hypertrophie des linken Herzens konstatierte, registrierten wir bei Ableitung III eine negativ gerichtete, bei Ableitung I eine besonders hohe positive *R*-Zacke. Nennen wir den größten Potentialunterschied, der während der *QRS*-Gruppe erzeugt wurde, *M*, so fanden wir die manifeste Größe $M_m = -1,66$ Millivolt und $\alpha_M = -39^\circ$.

In nebenstehender Kurve (Abb. 292), die von einem anderen Kranken erhalten worden ist, ist beim Überwiegen der rechten Herzhälfte $M_m = 2,65$ Millivolt, $\alpha_M = +124^\circ$. In einem anderen Falle, wo die linke Herzhälfte das Übergewicht hatte, war $M_m = -1,7$ Millivolt, $\alpha_M = -54^\circ$.

Ganz im allgemeinen könnte die Modifikation der *QRS*-Gruppe vielleicht durch eine Lageänderung des Herzens, namentlich durch eine Drehung um die sagittale Achse, bedingt sein. Tatsächlich ist der Kliniker oft im Zweifel, ob er die bei seinem Patienten beobachteten Erscheinungen einer wirklichen Hypertrophie oder einfach einer Lageveränderung des Herzens zuschreiben soll.

Das Schema des gleichseitigen Dreiecks kann in einem solchen Falle oft die Lösung bringen.

Während bei normalen Herzen der Betrag von α_M zwischen $+40^\circ$ und $+90^\circ$ variiert, fanden wir den betreffenden Winkel bei linksseitigem Überwiegen oft ungefähr -40° . Wollte man in diesen Fällen die Drehung der *QRS*-

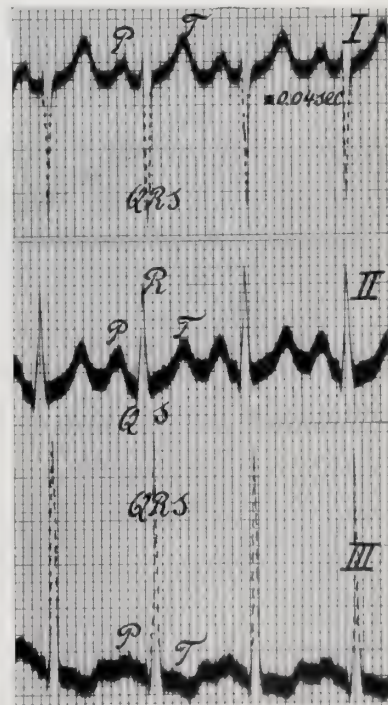


Abb. 292. Hypertrophie der rechten Herzhälfte (Mitrals insuffizienz?) *R_I* negativ, *R_{III}* positiv und hoch.

Gruppe aus einer Drehung des Herzens um die sagittale Achse erklären, so müßte man annehmen, daß diese Drehung 80° und sogar 130° betrüge — was wohl für unmöglich gehalten werden darf.

Die Anwendung des Schemas gibt uns also die Möglichkeit, die wesentlichen Veränderungen der Herztätigkeit und die scheinbaren, welche nur durch Lageveränderungen des Herzens verursacht werden, voneinander zu unterscheiden.

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, daß es nicht die Klappenfehler an und für sich sind, die die merkwürdigen positiven und negativen Zacken erzeugen und diese also nicht als ein Kennzeichen jener aufgefaßt werden dürfen. Sie können aber die Ursache für die Entstehung einer einseitigen Herzhypertrophie bilden, und es ist diese letztere, die die Form des Ekg bestimmt. Ein durch andere Ursachen bedingtes Überwiegen des linken Herzens, z. B. als Folge einer Nierenkrankheit, einer Arteriosklerose und eines hohen Blutdrucks, ruft ebensogut die beschriebene Form hervor.

Der feste Zusammenhang zwischen dem einseitigen Überwiegen und der Form des Aktionsstromes, der von klinischer Seite wohl angezweifelt worden ist, ist zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung erstens von LEWIS und sodann von HERRMANN und WILSON¹⁾ gemacht worden. Sie haben im allgemeinen die oben geschilderten Befunde bestätigen können.

LEWIS fand in einer Anzahl von Fällen mit Mitralstenose oder Stenose des Ostium pulmonale die Form des Ekg durchschnittlich mit derjenigen übereinstimmend, die dem Überwiegen des rechten Herzens entspricht, während die Form einer Anzahl von Fällen mit Aortenklappenfehlern im Durchschnitt der durch Überwiegen des linken Ventrikels bedingten Form entsprach. Auch konnte durch pathologisch-anatomische Untersuchung festgestellt werden, daß die betreffende Herzhälfte ein größeres Gewicht hatte. Weiter machte er darauf aufmerksam, daß das Kinderherz bis zum 3. Monat des extra-uterinen Lebens eine relativ schwere rechte Hälfte hat und daß auch tatsächlich die Zeichen des rechtsseitigen Überwiegens im Ekg des Neugeborenen immer auftreten und ungefähr im 3. Lebensmonat verschwinden.

Die Untersuchungen von HERRMANN und WILSON stützen sich auf ein großes statistisches Material. Von zahlreichen Kranken, die elektrokardiographiert worden waren, wurden nach dem Tode die beiden Herzhälften gewogen. Das Ergebnis lautet, daß bei Herzen, deren Gesamtgewicht unter 250 g bleibt, das Verhältnis zwischen den Gewichten der linken und rechten Hälfte, *L/R*, keinen Einfluß auf die Form des Ekg ausübt, daß aber bei einer gesamten Herzhypertrophie, die ein gewisses Maß überschreitet, das Verhältnis *L/R* ohne Ausnahme für die Form des Ekg maßgebend ist.

Können wir also annehmen, daß die Tatsachen feststehen und die Aktionsströme des Herzens ein wertvolles diagnostisches Hilfsmittel darstellen, das Verhältnis *L/R* kennen zu lernen, so lassen die Einzelheiten der Erklärung jedoch noch an Sicherheit zu wünschen übrig. Am wahrscheinlichsten ist es wohl, daß die hypertrophierte Herzhälfte sich im Ekg stärker geltend macht als sonst. Überwiegt die linke Hälfte, so wird das Ekg des linken Herzens, das zusammen mit demjenigen des rechten Herzens das vollständige Ekg bilden muß, mehr in den Vordergrund gerückt werden. Wenn dabei auch zeitliche Unterschiede zwischen den beiden Komponenten hervortreten, so wird die Möglichkeit gegeben, daß Übergangsformen zwischen diesen nur scheinbaren und den wirklichen Laevo- und Dextrogrammen entstehen.

¹⁾ HERRMANN, G. R. u. F. N. WILSON: Ventricular hypertrophy, a comparison of electrocardiographic and post-mortem observations. Heart Bd. 9, Nr. 2 u. 3, April 1922.

Auf diese Übergangsformen hat namentlich LEWIS den Nachdruck gelegt, und es ist auch dieser Forscher, der eine gemeinschaftliche Erklärung für beide Arten der Herzkontraktionen und der ihnen entsprechenden Ekg zu geben versucht hat. Tatsächlich kann es bisweilen nötig sein, die Kurven genau zu betrachten, um beide Arten voneinander zu unterscheiden, und zwar sobald die *T*-Zacke eine Richtung hat, die derjenigen der *QRS*-Gruppe entgegengesetzt ist.

Bei diesen Formen liegt das Merkmal, wodurch das einseitige Überwiegen gegen eine aberrierende Kontraktion gekennzeichnet ist, in der Zeitdauer der Zacken. Man nimmt an, daß die *QRS*-Gruppe im Mittel 0,08 Sekunden, die erste



Abb. 293. Linksseitiges Überwiegen, kombiniert mit der Bildung von Laevogrammen. Großer Unterschied zwischen den typischen und atypischen Systolen.

Phase eines Laevogramms im Mittel 0,14 Sekunden, und immer mehr als 0,1 Sekunde dauert.

Man muß dabei aber zwei Dinge streng auseinanderhalten. Erstens die *Kurven*, die eine gewisse, sei es auch nicht sehr große gegenseitige Ähnlichkeit zeigen können, und zweitens die *Krankheiten* selbst, wodurch die Kurven veranlaßt werden: den Schenkelblock und die autonome Reizbildung im Schenkel einerseits, das Überwiegen einer Herzhälfte andererseits. Daß es Übergänge zwischen diesen heterogenen Krankheiten geben könnte, darf wohl als unwahrscheinlich erachtet werden.

In dieser Beziehung sind besonders diejenigen Fälle belehrend, in welchen bei einem Kranken mit einseitiger Hypertrophie neben den gewöhnlichen typischen dann und wann atypische Systolen auftreten.

Wir geben in Abb. 293 erstens einen Fall mit linksseitiger Herzhypertrophie und die Bildung von Laevogrammen. Der Unterschied zwischen diesen in der Abbildung mit *A* und *B* bezeichneten diphasischen Galvanometerausschlägen und den typischen, durch die gewöhnlichen Buchstaben *P*, *Q*, *R*, *S* und *T* an-

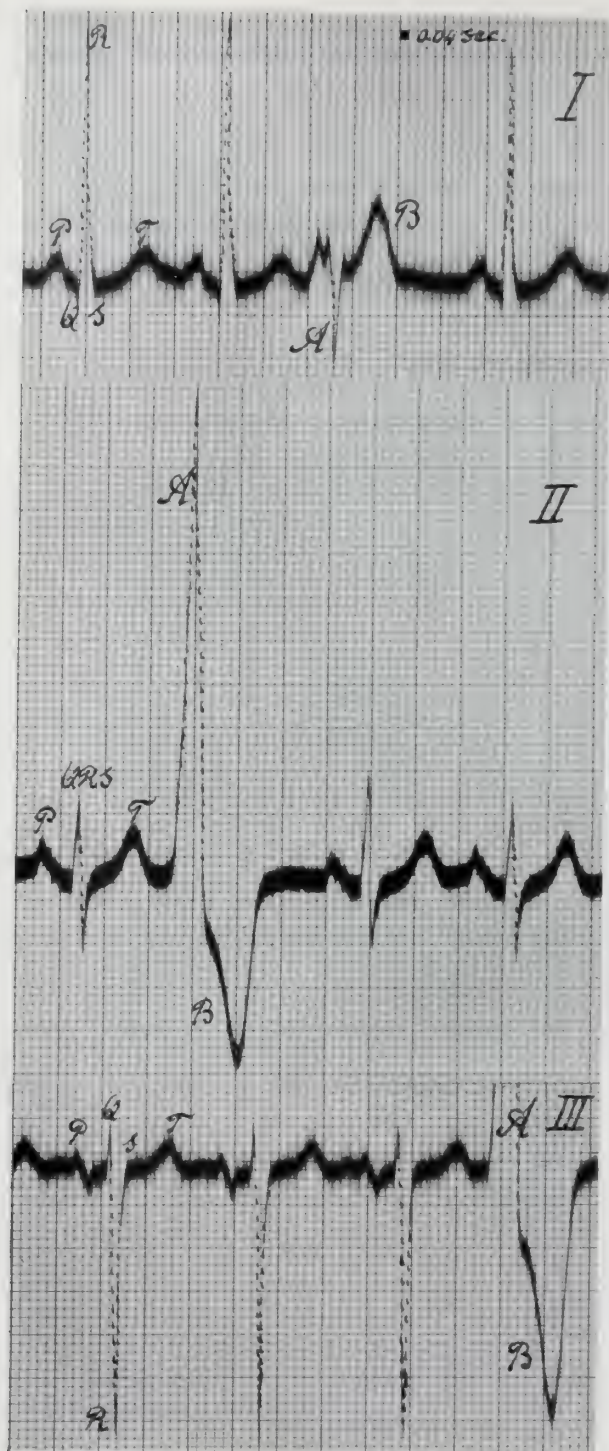


Abb. 294. Linksseitiges Überwiegen, kombiniert mit der Bildung von Dextrogrammen. Der prinzipielle Unterschied zwischen den typischen und atypischen Ekg ist wieder in die Augen fallend.

gedeuteten, ist groß. Es sei aber sofort bemerkt, daß die abnorme Reizbildung bei diesem Kranken unregelmäßig war, so daß — vielleicht auch durch Interpolation — verschiedene Formen von atypischen Ekg erzeugt wurden. Die in den drei Ableitungen mit A und B angegebenen Laevogramme haben z. B. nicht denselben Ursprung, was man mittels der Regel Ableitung III = Ableitung II — Ableitung I leicht kontrollieren kann. Leider haben wir von diesem Kranken die Kurven nicht gleichzeitig bei den drei Ableitungen aufgenommen.

Die Hauptsache ist aber unverkennbar, d. h. daß der Unterschied zwischen der typischen und der atypischen Form groß ist.

Zweitens reproduzieren wir in Abb. 294 die Kurven einer Kranken, die ebenfalls eine Hypertrophie der linken Herzhälfte hatte, dabei aber autonome Reizbildung im rechten Schenkel zeigte. Auch hier ist der Unterschied zwischen den typischen und den atypischen Kurven in die Augen fallend.

Wir bemerken noch, daß die umgekehrte R-Zacke in Ableitung III außergewöhnlich tief ist und einer Spannung von mehr als 3 Millivolt entspricht. Wenn es wirklich Übergänge zwischen den beiden in Betracht kommenden Krankheitszuständen gäbe, so möchte man sie in diesem speziellen Falle wohl erwarten. Das Gegenteil aber ergibt sich. Gerade bei einseitiger Hypertrophie scheinen die wirklichen Laevo- und Dextrogramme noch stärker markiert zu sein als sonst.

Aktionsströme bei Pflanzen¹.

Von

KURT STERN

Frankfurt a. M.

Mit 8 Abbildungen.

I. Allgemeine Charakteristik.

Aktionsströme sind *kurzdauernde* Ströme, die der Ausdruck für *transitorische*, durch äußere oder innere Ursachen hervorgerufene Veränderungen im Organismus sind. Ihre EMK beträgt bei Pflanzen einige Hundertstel, in besonders günstigen Fällen wohl auch einige Zehntel Volt. Annähernd so hohe EMK wie sie die elektrischen Organe der Fische zeigen, sind bei Pflanzen noch nicht beobachtet worden. Die zeitlichen Verhältnisse beim An- und Abstieg von Aktionsströmen sind von BOSE untersucht worden. Er fand bei thermischer Reizung einer Blattmittelrippe den maximalen Ausschlag des Saitengalvanometers 0,8 sec, die Beendigung des Rückgangs des Ausschlages 4,3 sec nach Reizung.

Unsere derzeitigen Kenntnisse über die Aktionsströme an Pflanzen sind noch äußerst unvollkommen. Die vorliegende Darstellung stützt sich zum nicht geringen Teil auf Beobachtungen von BOSE, die noch nicht näher nachgeprüft sind. Kaum gestreift ist bis jetzt die Untersuchung darüber, ob die Änderung eines Pflanzenstromes auf Änderung der EMK, des Widerstandes oder beider Faktoren beruht. Ganz unzulänglich analysiert, welche von den beobachteten Erscheinungen an die Lebenstätigkeit gebunden sind und welche nicht, trotzdem offenbar recht verschiedene Gesetze für so verschiedene Typen von Aktionsströmen bestehen müssen. Der unvollkommene Stand unserer gegenwärtigen Kenntnis zwang indessen zu einer generalisierenden Betrachtung, und es möge deshalb der allgemeine Hinweis auf diese Sachlage am Beginn der Darstellung an Stelle immer zu wiederholender einzelner Hinweise genügen.

Im allgemeinen erweist sich bei Ableitung von einer gereizten und einer ungereizten Stelle die gereizte Stelle als galvanometrisch negativ, bei Ableitung von zwei gereizten Stellen die stärker erregte galvanometrisch negativ gegen die schwächer erregte. Es gibt jedoch auch eine Anzahl Fälle, in denen die gereizte bzw. stärker erregte Stelle galvanometrisch positiv wird. Auch besteht vielfach der Aktionsstrom nicht nur aus einer einzigen Phase, sondern es treten eine Reihe elektrischer Schwankungen und dementsprechend Galvanometerausschläge auf. Dies ist vor allem an denjenigen Organen der Fall, die durch innere Reize zu periodischer Tätigkeit angeregt werden und an denjenigen, die auf *einen* starken äußeren Reiz auch andere periodische Reaktionen ausführen, z. B. periodische Auf- und Abwärtsbewegungen von Blättern um ein Gelenk (Biophytum).

Überwiegen bei einem mehrphasischen Aktionsstrom die Ausschläge nach einer Richtung, und folgen die Schwankungen rasch aufeinander, so wird bei Verwendung träger Galvano-

¹) Zusammenfassende Darstellungen siehe S. 759.

meter leicht der Eindruck eines einheitlichen Ausschlags erscheinen. [Dies ist zweifellos bei sehr vielen diesbezüglichen Beobachtungen an Pflanzen der Fall gewesen. Die in der Pflanzenphysiologie noch wenig ausgenutzte Verwendung des schnellregistrierenden Saitengalvanometers dürfte unsere Kenntnisse über das Vorkommen vielphasischer Aktionsströme erheblich erweitern.

II. Abhängigkeit der Aktionsströme von verschiedenen Bedingungen.

Ausmaß und Richtung der Aktionsströme ist in hohem Maße von äußeren und inneren Bedingungen abhängig, wofür im folgenden einige Beispiele gegeben werden sollen:

A. Die Abhängigkeit der Aktionsströme von äußeren Bedingungen.

1. Einfluß der Entfernung zwischen Reizort und Ableitungselektrode.

Es möge die eine ableitende Elektrode stets in großer Entfernung von der Reizstelle, also an einem indifferenten Ort, liegen. Liegt die andere Elektrode in unmittelbarer Nähe des Reizortes, so wird sie in der Regel galvanometrisch negativ. Liegt sie aber in einiger Entfernung vom Reizort, so treten nach BOSE je nach der Reizleitfähigkeit des Gewebes zwischen ihr und dem Reizort verschiedene Aktionsstromtypen auf. Bei sehr guter Reizleitfähigkeit wird sie wie normal negativ, bei schlechterer wird sie *zunächst* galvanometrisch positiv und erst *nachher* negativ, bei ganz schlechter, wie sie auch künstlich durch Anästhesieren herbeigeführt werden kann, wird sie *nur* galvanometrisch positiv (Deutungsversuch S. 874).

2. Einfluß von Intensität und Zahl der Reize.

In einem mittleren Gebiete ist die Stärke der Aktionsströme der Intensität der sie auslösenden Reize annähernd proportional, bei Verstärkung der Reize wird jedoch die Zunahme der Stromstärke immer geringer, um bei weiterer Verstärkung entsprechend der mit überstarker Reizung einhergehenden physiologischen Depression des Organismus abzunehmen. Bei sehr geringer Reizintensität tritt vielfach statt der normalen galvanometrischen Negativität galvanometrische Positivität der gereizten Stelle auf.

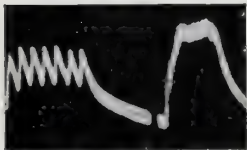


Abb. 295. Kurven der Aktionsströme infolge tetanischer Reizung am Griffel von *Datura*. (Nach BOSE: Comp. Elektrophysiologie.)

Bei wiederholter Reizung desselben Objektes sind verschiedene Typen der Reizbeantwortung zu unterscheiden, wobei im folgenden stets gleiche Intensität der Einzelreize vorausgesetzt wird.

a) *Die gleichförmige Reaktion.* Jedem Reiz entspricht ein etwa gleichgroßer Galvanometeraus Schlag.

b) *Die Ermüdungsreaktion.* Der Galvanometeraus Schlag wird bei jedem der folgenden Reize kleiner, dies um so mehr, je rascher die Reize folgen. Hat der Organismus, wie dies bei einigermaßen rascher Reizfolge die Regel ist, nach einem Reiz keine Zeit, in den galvanometrischen Ruhezustand zurückzukehren, bevor der nächste erfolgt, so drückt sich dies in der Galvanometerkurve dadurch aus, daß die ursprüngliche Basislinie nicht erreicht wird, und man versteht ohne weiteres die Bilder, die sich nach tetanischer, also sehr rasch wiederholter Reizung ergeben (Abb. 295).

c) *Die Treppe.* Der Galvanometeraus Schlag wird bei jedem der aufeinanderfolgenden Reize größer, wobei gleichzeitig in der Regel die Fußlinie der Galvanometeraus Schlagskurve von der Horizontalen immer mehr abweicht. Jeder Reiz verstärkt also bei dieser Reaktionsform den Aktionsstrom des folgenden.

d) *Die Umkehr der Reaktion.* Infolge starker Reizung tritt oft eine Umkehr der galvanometrischen Negativität der gereizten Stelle in Positivität ein. Die beistehende Abb. 296 demonstriert dies Verhalten für die auf Induktionsschläge erfolgenden Aktionsströme am Droserablatt. Zeigt infolge sehr schwacher Reizung oder eines geschwächten Zustandes ein Gewebe auf Reiz hin galvanometrische Positivität, so tritt nach einigen Reizen eine Umkehr der Aktionsstromrichtung in die normale ein.

3. Einfluß der Temperatur.

In dem für die gesamte physiologische Tätigkeit der Pflanze günstigsten Temperaturgebiet erhält man auf einen bestimmten Reiz hin die Aktionsströme mit größter EMK. Bei Zunahme bzw. Abnahme der Temperatur über diesen Bereich hinaus sinkt die EMK des auf denselben Reiz hin erfolgenden Aktionsstromes, um bei Temperaturen in der Nähe der Todestemperatur in der Regel gegen 0 zu konvergieren. Mit der Rückkehr in normale Temperaturverhältnisse stellt sich auch das normale elektromotorische Reaktionsvermögen wieder ein, wenn es noch zu keiner bleibenden Schädigung des Organismus gekommen ist. Bei sehr tiefen Temperaturen kommt es statt zu einer schwachen Negativität der gereizten Stelle bisweilen auch zur Positivität.



Abb. 296. Bei T wurde tetanisiert, darauf Umkehr der Richtung der Aktionsströme. (Nach BOSE.)

4. Einfluß des elektrischen Stromes.

Zum Verständnis dieses Einflusses seien einige Bemerkungen über elektrotonische Erscheinungen an pflanzlichen Geweben vorausgeschickt, also Erscheinungen, die das Fließen eines elektrischen Stromes in diesen erzeugt. Legt man an ein pflanzliches Gewebe drei Elektrodenpaare und durchströmt es mittels des mittleren Paares, so erhält man bei Verbindung eines äußeren Paares mit einem Galvanometer einen Strom. Diese sog. elektrotonischen Ströme sind dem sie erzeugenden, polarisierenden Strom gleichgerichtet [HÖRMANN¹⁾, WALLER, BOSE]. BOSE hat sie zur Erforschung des Einflusses des elektrischen Stromes auf die Aktionsströme benutzt. Er legte an ein Farngefäßbündel einen Kreis, der ein Galvanometer und die sekundäre Spule eines Induktionsapparates enthielt. Gibt man nun einen Induktionsschlag, so zeigt nach Aufhören des Induktionsstromes das Galvanometer keinen Ausschlag, da an beiden Elektroden die Erregbarkeit etwa gleich groß ist. Darauf wird ein zweiter Stromkreis außerhalb des ersten derart an das Gefäßbündel angelegt, daß eine seiner Elektroden in die Nähe einer der Elektroden des Reizkreises fällt. Das ergibt im Galvanometerkreis einen elektrotonischen Strom, der im Gefäßbündel gleichgerichtet ist mit dem des polarisierenden Zusatzstromes. Wird jetzt ein Induktionsschlag gegeben, so zeigt sich nach Aufhören des Induktionsstromes eine Umkehr der Richtung des elektrotonischen Stromes. Es ist also, wenn man annimmt, daß die stärkere erregte Stelle galvanometrisch negativ wird, die elektromotorische Reaktionsfähigkeit in der Nähe der Anode des Zusatzkreises erhöht, in der Nähe der Kathode

¹⁾ HÖRMANN, G.: Studien über die Protoplasmaströmung der Characeen. Jena 1898.

verringert, was man sich leicht an Hand der Abb. 297 klar machen kann. Es liegt nahe, aus diesem Ergebnis mit BOSE die auch durch Erfahrungen mit anderen Reizen naheliegende Folgerung zu ziehen: Schwache Ströme vermehren die

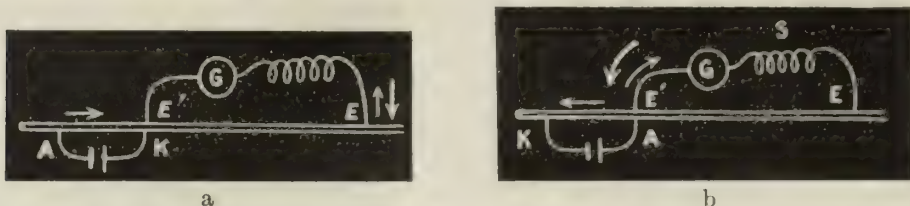


Abb. 297 a und b. Erklärung im Text. Der dünne innere Pfeil zeigt die Richtung des elektrotischen Stromes an, der dicke äußere die des Aktionsstromes. (Nach BOSE.)

Erregbarkeit an der Anode und setzen sie herab an der Kathode. Doch bedarf sie in dieser generellen Form noch weiterer Bestätigung.

Durch Tetanisieren kann man nach WALLER die elektromotorische Reaktion auf Reiz hin je nach der Stärke reversibel oder irreversibel aufheben.

B. Die Abhängigkeit der Aktionsströme von inneren Bedingungen.

Die Stärke der Aktionsströme ist in hohem Maße abhängig von der Vitalität des Organismus. Im allgemeinen erhält man beträchtliche Aktionsströme bei lebhaftem Wachstum also an jungen Organen und im Frühjahr, schwache bei herabgesetzter Lebenstätigkeit, also an alten Organen und im Winter. Einige

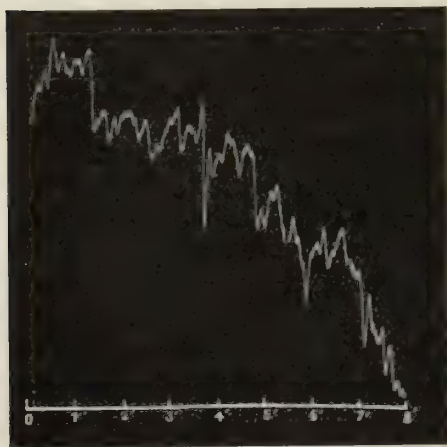


Abb. 298. Aktionsströme einer alten Nepentheskanne auf einen einzelnen starken thermischen Reiz. Das Absinken der Kurve entspricht der Positivierung der Innenseite der Kanne. (Nach BOSE.)

Spezialfälle des Alterseinflusses beschreibt BOSE¹⁾. Abgeleitet wurde von der Außen- und Innenseite eines Kannenblattes der fleischfressenden Nepenthes. Im Ruhezustand war die mit Digestionsdrüsen besetzte Innenseite der Kanne galvanometrisch positiv. Auf einen einzelnen Reiz hin traten stets mehrphasische Schwankungen auf, jedoch in der Regel so, daß je nach dem Alter die negative oder die positive Phase bzw. Phasen überwog. Und zwar wurde nach Reizung mit Induktionsschlägen die Innenseite *jünger* Nepentheskannen, die noch keine Insekten verdaut hatten, galvanometrisch negativ, die *älterer*, in denen bereits einige Insekten sich befanden, zeigte neben negativen auch zahlreiche beträchtliche positive Schwankungen, die Innenseite *alter* Kannen, die voll von Insektenleibern waren, gab ausgeprägt positive Schwankungen (Abb. 298). Bei letzteren nahm

auch, wie aus dem Verhalten der Basislinie der Kurve erkenntlich ist, die Positivität mit der Zahl der Reizungen zu, bei den jungen Kannen die Negativität. Kurz hingewiesen sei darauf, daß BOSE Parallelen zieht zwischen dem elektromotorischen Verhalten von Nepentheskannen und dem tierischer Mägen. Den gleichen Einfluß des Alters fand dieser Autor auch an Wurzeln. Junge Wurzeln von *Colocasia* wurden auf Reiz hin gegen indifferentes Gewebe gal-

¹⁾ BOSE, CH. J.: Comp. Electrophysiology. London 1907.

vanometrisch negativ, alte positiv. Er verknüpft diese Beobachtung mit der Deutung, daß sowohl bei Wurzeln wie bei Drüsen der galvanometrischen Negativität Sekretions-, der Positivität Absorptionsprozesse entsprechen.

Mit dem Tode erlischt in der Regel das Vermögen der Pflanze beträchtlichere Aktionsströme zu geben [WALLER¹⁾, TOMPA²⁾]. Dies Verhalten kann z. B. bei der Samenprüfung zur Unterscheidung von toten und lebenden Samen nutzbar gemacht werden. WALLER³⁾ und FRAZER⁴⁾ haben sogar in Massenversuchen gefunden, daß zwischen der durchschnittlichen Stärke der Aktionsströme einer Samengruppe und der durchschnittlichen Güte ihrer Keimfähigkeit Proportionalität besteht, doch dürfte diese Beziehung praktisch nicht leicht verwertbar sein, da die Stärke der Aktionsströme, wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich, von zahlreichen wohl in praxi schwer gleich zu haltenden Bedingungen abhängt. So ist es auch durchaus verständlich, daß BALLS⁵⁾ nur negative Ergebnisse erhielt, als er versuchte die WALLERSche Methode zur quantitativen Bestimmung der Schädigung zu verwenden, die die Baumwollpflanzen beim Übertreten des Nils durch Wurzelerstickung erleiden.

III. Spezielle Eigenschaften der Aktionsströme.

A. Im Hinblick auf die Art des Reizmittels.

1. Die Einflüsse chemischer Agentien.

Gifte, wie starke Säuren, Alkalien, CuSO_4 vernichten entsprechend ihrem sonstigen Verhalten die elektromotorische Reaktionsfähigkeit der Gewebe, in geringen Konzentrationen erhöhen sie dieselbe jedoch vielfach. Narkotika vermindern die elektromotorische Reaktionsfähigkeit, in geringen Konzentrationen reversibel, in hohen irreversibel; ob nicht bei bestimmten Konzentrationen auch Steigerung eintritt, scheint noch nicht untersucht zu sein. Verdünnte Na_2CO_3 -Lösung verstärkte in Versuchen Boses einen auf irgendeinen Reiz hin auftretenden Aktionsstrom, weniger verdünnte wirkte zunächst verstärkend, nach einiger Einwirkungsdauer deprimierend, konzentrierte lediglich deprimierend. Durch Vorschalten eines im Verhältnis zum Pflanzenwiderstand hohen Widerstandes wurde bewiesen, daß die Veränderung des Aktionsstromes nicht auf widerstandsändernder Wirkung des einwirkenden Reagens beruht, sondern auf Beeinflussung der EMK. Während in diesen Versuchen das ganze Organ mit dem chemischen Reagens in gasförmigem oder flüssigem Zustande beschickt wurde, wird in der von BOSE ausgearbeiteten Methode der „Conductivity balance“ der Angriffspunkt des Reagens lokalisiert.

Die Versuchsanordnung ist dabei folgende (Abb. 299): An zwei Punkten E und E' eines Pflanzenteils werden Elektroden angelegt, die zu einem Galvanometer führen. Zwischen E und E' kann ein thermischer Reiz erzeugt werden durch die Stromwärme, die beim Durchströmen eines verschieblich angebrachten Platindrahtes T entsteht. Der jeweilige Ort des Platindrahtes sei mit S , die Stücke ES bzw. $E'S$ mit C bzw. C' bezeichnet. Die Versuchsanordnung ist bei BOSE so eingerichtet,

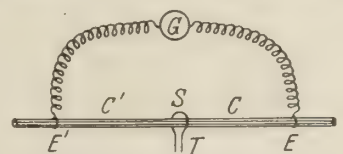


Abb. 299. Erklärung im Text.
(Nach BOSE.)

¹⁾ WALLER, A. D.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 131 (II), S. 485. 1900. — Signs of Life 1903.

²⁾ TOMPA, A.: Beih. z. botan. Zentralbl. Bd. 12, S. 99. 1902.

³⁾ WALLER, A. D.: Proc. of the roy. soc. Bd. 68, S. 79. 1901.

⁴⁾ FRAZER, M.: Ann. of botany Bd. 30, S. 181. 1916.

⁵⁾ BALLS, W.: Ann. of botany Bd. 27, S. 103. 1913.

daß eine Aufwärtsbewegung der die Galvanometeraussschläge registrierenden Kurve galvanometrische Negativität der rechten Elektrode also von E anzeigt.

Wird der Thermostimulator in der Mitte zwischen E und E' eingestellt, bei E ein Tropfen $m/10$ CaCl_2 aufgelegt und mit T gereizt, so würde bei gleicher Reaktionsfähigkeit von E und E' kein Galvanometeraussschlag sichtbar werden, gleiche Reizleitfähigkeit von C und C' vorausgesetzt. In Wirklichkeit ergibt sich aber eine starke Aufwärtsbewegung der galvanometrischen Kurve, womit angezeigt wird, daß durch das CaCl_2 die elektromotorische Reaktionsfähigkeit, also wohl auch die Erregbarkeit von E gesteigert wird. Umgekehrt, also deprimierend auf die elektromotorische Reaktion wirkt KCl . Wenn man von zwei verschiedenen Reagenzien, das eine bei E , das andere bei E' anbringt, so erhält man in der angezeigten Kurve nach einer Reizung die Differenz der Änderungen der elektromotorischen Reaktionsfähigkeit und kann so die Wirkung beider vergleichend untersuchen. Setzt man z. B. rechts NaBr , links NaCl auf, so erhält man bei wiederholter thermischer Reizung zunächst Aufwärtsausschläge zum Zeichen der überwiegenden Erhöhung der elektromotorischen Reaktion durch NaBr . Nach einiger Zeit kehrt sich aber der Sinn des Ausschlages um, so daß nunmehr die NaCl -Seite überwiegt. Ein entsprechendes Verhalten für die elektromotorische Reaktionsfähigkeit fand nach BOSE GRÜTZNER am Nerven. Da, wie wir gesehen haben, die erregte Stelle im allgemeinen galvanometrisch negativ gegen eine unerregte oder weniger erregte wird, so kann die EMK in gewissen Grenzen als Maß der Erregbarkeit gelten, und die mit dieser Methode gewonnenen Ergebnisse können einen gewissen Einblick in die Verhältnisse der Erregbarkeit und ihrer Beeinflussung bieten.

2. Einfluß elektrischer Reize.

Auf elektrischen Reiz hin erfolgen Aktionsströme, die in vielen Fällen dem reizenden Strom gleichgerichtet sind (homodrom) in manchen jedoch auch entgegengesetzt (antidrom). Daß man zu ihrer Demonstration die Versuchsbedingungen geeignet wählen muß, damit sie nicht durch Polarisationsströme verdeckt werden, ist selbstverständlich, scheint jedoch von TOMPA¹⁾ nicht genügend beachtet worden zu sein. Wenn dieser im Gegensatz zu WALLER²⁾ homodrome Aktionsströme auf elektrischen Reiz nicht findet, so liegt dies vielleicht an der Verwendung zu langsdauernder und starker Reizströme und eines zu trägen Galvanometers.

3. Einfluß von Wasserbewegung.

Nach BOSE³⁾ ist die Wasserbewegung in der Pflanze derart mit Aktionsströmen verknüpft, daß der Turgorzunahme bzw. -abnahme an einer Stelle deren galvanometrische Positivität bzw. Negativität entspricht. So erhielt er einige Zeit nach Begießen von Wurzeln welcher Pflanzen positive Ausschläge am Stengel und Blatt. Nach dem Begießen setzt eine Aufwärtsbewegung der welken Stengel und Blätter infolge der durch Wasseraufnahme bedingten Turgorvermehrung ein. Gleichzeitige Aufzeichnung dieser Aufrichtungsbewegung und der Galvanometerbewegung ergab zwei synchrone und symbate Kurven. Dem positiven Ausschlag ging ein kleiner negativer Vorschlag voran, der von BOSE als Reizwirkung eines durch das Begießen hervorgerufenen hydrostatischen Stoßes gedeutet wird.

BOSE geht auf physikalische Parallelen nicht ein. Diese sind indessen sehr auffällig. Wasser läßt sich im allgemeinen bei Bewegung innerhalb beliebiger Capillaren positiv auf, nach dem COEHNSchen Gesetz als Folge seiner hohen Dielektrizitätskonstante. Der Zu- bzw. Abstrom von Wasser in den capillaren Pflanzengeweiben läßt demnach Strömungs-

¹⁾ TOMPA, A.: Beih. z. botan. Zentralbl. Bd. 12, S. 99. 1902.

²⁾ WALLER, A.: Kennzeichen des Lebens. Berlin 1905.

³⁾ BOSE, CH. J.: Physiologie des Saftsteigens. Jena 1925.

ströme von der Richtung erwarten, wie sie BOSE beobachtet hat. Es wäre also zu untersuchen, inwieweit es sich bei den von BOSE beobachteten Strömen um vitale Erscheinungen handelt, inwieweit nicht. Aus der Zeit zwischen Begießen und Eintritt der Reaktion einerseits, der Entfernung von Wurzel und Reaktionsort andererseits ohne weiteres die Geschwindigkeit der Wasserbewegung in der Pflanze zu berechnen, wie BOSE verfährt, ist natürlich unzulässig.

Auch Steigerung und Abnahme der Wasserverdunstung rufen entgegengesetzt gerichtete Aktionsströme hervor. Die vitale Natur dieser Ströme ergibt sich daraus, daß sie bei Narkose und Aufhebung der Nährstoffzufuhr ausbleiben, und daß junge wachsende Gewebe viel besser als alte ausgewachsene reagieren [CHOLODNY¹⁾

Bereits KUNKEL²⁾ fand, daß sich jede durch Anbringung eines Tropfens längere Zeit benetzt gewesene Stelle anfänglich positiv gegen eine nur kürzer benetzte Stelle verhält. HAACKE³⁾ bestätigte diesen „Tropfenversuch“, findet ihn aber auch an Blättern ausführbar, die durch längeres vorheriges Liegen in Wasser völlig imbibiert seien. Es ist also zweifelhaft, ob es sich hierbei um einen Aktionsstrom in Verknüpfung mit Wasserbewegung handelt.

4. Einfluß von Lichtreizen.

Legt man zwei ableitende Elektroden symmetrisch auf die beiden Hälften eines verdunkelten grünen Blattes, so wird bei Beleuchtung einer Hälfte diese im allgemeinen galvanometrisch negativ. Nach Aufhören der Beleuchtung tritt eine positive Nachwirkung auf. Doch gibt es auch Ausnahmefälle (*Mathiola*, *Tropaeolum*), bei denen das Vorzeichen der elektromotorischen Reaktion bei Reiz und Nachwirkung gerade umgekehrt ist [WALLER⁴⁾]. Bei kurzer Beleuchtungsdauer bleibt die Reaktion solange erhalten, wie der Lichtreiz, bei längerer sinkt sie und kehrt schließlich ihre Richtung um. Auch nichtgrüne Gewebe geben nach BOSE vielfach normale photoelektrische Effekte. Dieser Autor hat auch verschiedene Typen von Nachwirkungserscheinungen festgestellt und versucht Parallelen zu den Vorgängen in der Retina nach Lichtreizung zu ziehen.

J. C. WALLER⁵⁾ hat an den Petala von *Hydrangea* das Parallelgehen von grüner Färbung und photoelektrischer Reaktion beobachtet. Die jungen Petala sind grün und geben photoelektrische Reaktion, in einem späteren Stadium verlieren sie ihre grüne Farbe und gleichzeitig damit ihr Vermögen zu photoelektrischer Reaktion. In einem dritten Stadium kehrt die grüne Farbe und mit ihr die photoelektrische Reaktion wieder. Aus diesen und anderen Versuchen schließt er, daß die photoelektrische Reaktion an das Vorhandensein von Chlorophyll geknüpft ist. Mir scheinen noch weitere Untersuchungen besonders an Organen mit anderen fluoreszierenden Farbstoffen und an phototropisch reagierenden chlorophyllfreien Organen notwendig, um die Berechtigung dieser a priori nicht sehr wahrscheinlichen Folgerung zu erweisen, die mit den erwähnten Befunden BOSES nicht ganz harmoniert.

KLEIN⁶⁾ hat die Aktionsströme bei Belichtung und Verdunkelung beobachtet, wenn von Mittelrippe und Mesophyll abgeleitet wurde. Es zeigte sich, daß bei Blättern deren Ruhestrom zwischen Mesophyll und Rippe entgegengesetzt gerichtet ist, auch bei Belichten und Verdunkeln entgegengesetzt gerichtete Aktions-

¹⁾ CHOLODNY, N.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 386. 1924.

²⁾ KUNKEL, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 25, S. 342. 1881. — Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg Bd. 2, S. 1. 1882.

³⁾ HAACKE, O.: Flora Bd. 50, S. 455. 1892.

⁴⁾ WALLER, A. D.: Proc. of the roy. soc. Bd. 67, S. 129. 1901.

⁵⁾ WALLER, J. C.: Ann. of botany Bd. 39, S. 515. 1925.

⁶⁾ KLEIN, B.: Ber. d. dtsh. botan. Ges. Bd. 16, S. 335. 1898.

ströme auftreten und zwar sowohl bei gleichzeitigen CO_2 -Entzug wie ohne solchen. Es trat auf Belichtung bei Blättern mit normalem Ruhestrom — Mittelrippe gegen Mesophyll galvanometrisch positiv — eine Abnahme, bei solchen mit entgegengesetztem Ruhestrom eine Zunahme der Potentialdifferenz auf. Diese Erscheinung könnte beruhen entweder auf einer Zunahme der Positivität des Mesophylls oder Abnahme der Positivität des Blattstiels oder einer Kombination von Potentialveränderungen an beiden. Welche dieser Möglichkeiten vorliegt, hat KLEIN nicht entschieden.

5. Die Wirkung von Berührungsreizen.

BUCHANAN¹⁾ erzielte Aktionsströme an *Desmodium gyrans* durch Berührung der Nebenblättchen eines Terminalblattes. Schon die leiseste Berührung mit einem Kamelhaar genügte; etwas stärkere Reize mußten zu Erzielung gleicher Wirkung an dem Blattgelenk angewendet werden, an dem die Nebenblättchen ansitzen. Durch Anlegen der ableitenden Elektroden an verschiedenen Stellen und in verschiedener Entfernung vom Reizort ergab sich 1. daß die dem Reizort näher gelegene Stelle stets elektrometrisch negativ wird, 2. daß die elektromotorische Änderung sich sowohl nach dem Blattstiel wie nach dem Endblatt hin über mehrere Zentimeter ausbreitet, 3. daß sie jedoch mit zunehmender Entfernung vom Reizort sehr rasch abnimmt, 4. daß die Wirkung besonders gut im Oktober auftrat, während in anderen Monaten nur geringe Wirkung zu beobachten war. An Sprossen von Erbsen und Bohnen erhielt WALLER²⁾ Aktionsströme bei Berührung mit einem feinen Haar. Bei stärkerer mechanischer Reizung erhält man wohl an allen lebenden Pflanzenteilen galvanometrische Negativität der gereizten Stelle, besonders BOSE hat hierüber berichtet.

6. Die Wirkung innerer Reize.

Ein Beispiel von Aktionsströmen, die auf noch unbekannten inneren Reizen beruhen, bieten die Blättchengelenke von *Desmodium gyrans*. Mittelst dieser Gelenke führen die Blättchen eine periodische Auf- und Abwärtsbewegung aus, wobei sie eine mehr oder weniger elliptische oder geradlinig auf- und abwärts gerichtete Bahn beschreiben. Unter normalen Bedingungen beträgt nach BOSE die Dauer der Aufwärtsbewegung etwa 70 sec, die der Abwärtsbewegung etwa 45 sec. Nach einer älteren Darstellung BOSES³⁾ ist mit der schnelleren Abwärtsbewegung ein kurz dauernder Aktionsstrom von relativ hoher EMK, mit der langsameren Aufwärtsbewegung ein längerer Aktionsstrom von relativ geringer EMK verbunden. Beide Aktionsströme seien so gerichtet, daß bei Ableitung vom Gelenk einerseits, einer indifferenten Stelle an der Pflanze andererseits, die Gegend des Gelenkes galvanometrisch negativ werde. In einer neueren Darstellung⁴⁾ gibt BOSE jedoch an, daß mit der Aufwärtsbewegung ein positiver mit der Abwärtsbewegung ein negativer Ausschlag verbunden sei. Die aufeinanderfolgenden Schwingungen ließen periodische Gruppierung erkennen. Da beide Darstellungen mit Kurvenmaterial belegt werden, muß man wohl annehmen, daß verschiedene Aktionsstromtypen vorkommen.

Aber nicht nur an Organen, die sichtbare periodische Bewegungen ausführen, lassen sich periodische Aktionsströme nachweisen. BOSE⁵⁾ gelang es

¹⁾ BUCHANAN, F.: Journ of physiol. Bd. 33, S. 8. 1905/06.

²⁾ WALLER, GOTCH, FARMER: Rep. of Brit. Assoc. f. the Advanc. of Sc., S. 173. London 1911.

³⁾ BOSE, CH.: Comp. Electrophysiology, S. 217. 1907.

⁴⁾ BOSE, CH.: Physiologie des Saftsteigens, S. 200. 1925.

⁵⁾ BOSE, CH.: Physiologie des Saftsteigens. Jena 1925.

solche auch von einzelnen Gewebeschichten abzuleiten und zwar gaben besonders hohe EMK die inneren Zellschichten des Rindengewebes. Abb. 300 zeigt, wie die Amplitude dieser elektrischen Schwankungen sich vermehrt, wenn man eine bis auf die Spitze isolierte Nadelelektrode von der Epidermis aus immer tiefer ins Gewebe einführt, während eine zweite Elektrode an einem entfernten und indifferenten Ort anliegt. Wenn die Nadelspitze über die inneren Rindenschichten hinaus eingedrungen ist, nimmt die Amplitude wieder ab. Der Holzteil zeigt nur noch ganz geringe Schwankungen. Die elektrischen Pulsationen hängen von den physiologischen Bedingungen ab, günstige Temperatur verstärkt sie, ungünstige hemmt sie. Ihre Periode schwankte zwischen 13,5 und 180 sec je nach dem, ob normale oder ungünstige Bedingungen vorlagen, ihre EMK betrug einige 10^{-4} — 10^{-3} Volt. Die Phase der Pulsationen sei nicht über die ganze Rindenlänge die gleiche, sondern es existiere auch eine longitudinale Pulsation längs der Höhe der Pflanze. Die Wellenlänge dieser Pulsation wurde von BOSE bei 30°C bestimmt für *Chrysanthemum* mit 100, *Musa* mit 50, *Canna* mit 40 mm. Sie wird durch günstige Einflüsse z. B. Begießen der Pflanzen mit warmem Wasser vergrößert. Durch den Reiz eines elektrischen Stromes wird in einem Gewebe, das nur schwache elektrische Pulsationen gibt, deren EMK reversibel verstärkt, bei normalem Gewebe eine Phasenverschiebung hervorgerufen.



Abb. 300. Die Registrierkurve zeigt die Amplitude der elektrischen Pulsationen in verschiedenen Schichten bei *Impatiens*. Man beachte die plötzliche Zunahme bei einer Tiefe von 0,3 mm von der Oberfläche. Die betreffende Schicht lag im inneren Teil der primären Rinde. Ein Teil der Kurve fällt nicht mehr auf die Platte. (Aus BOSE: Physiologie des Saftsteigens.)

Nachuntersuchungen DIXONS¹⁾ haben die Befunde BOSES nicht bestätigen können, jedoch weist letzterer selbst darauf hin, daß seine Befunde nur unter besonders günstigen Umständen zu erhalten sind. Da gerade bei elektrophysiologischen Untersuchungen an Pflanzen mangels Kenntnis der speziellen Vorbedingungen, die zum Auftreten bestimmter Erscheinungen erforderlich sind, die Richtigkeit negativer Befunde nicht die Richtigkeit positiver Befunde ausschließt, möchte ich vorläufig die Befunde BOSES als solche nicht anzweifeln. Dagegen muß die Deutung der Befunde durch BOSE, daß die pulsierenden Aktionsströme mit pulsierender Wasseransaugung und -ausstoßung verbunden sind, als noch durchaus hypothetisch angesprochen werden, wenn auch neuere Messungen von URSPRUNG und BLUM²⁾ über polare Saugkraftdifferenzen vielleicht nach dieser Richtung der Deutung hinweisen.

B. Im Hinblick auf die Art des gereizten Gewebes.

Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren, zeitlicher Verlauf und Richtung der Aktionsströme sind, wie schon aus dem vorhergehenden sich ergibt, je nach der Natur des betreffenden Gewebes verschieden. Als besonders gut untersuchter Spezialfall sei hier das Verhalten des Blattes der fleischfressenden Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*) geschildert (Beschreibung und Abbildung S. 760).

¹⁾ DIXON, H. H.: The transpiration stream. London 1924.

²⁾ URSPRUNG, A. u. G. BLUM: Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. 85, S. 1. 1925.

Nach den Feststellungen BURDON SANDERSONS haben wir, wie im Artikel „Ruheströme“ ausgeführt, zwei physiologische Typen des Blattes zu unterscheiden:

1. Das *unmodifizierte Blatt*. Es ist entweder überhaupt noch nicht gereizt oder seit der letzten Reizung ist bereits ein längerer Zwischenraum verstrichen. Seine Oberseite ist galvanometrisch positiv gegen die Unterseite, der Ruhestrom im Blatt also von unten nach oben gerichtet.

2. Das *modifizierte Blatt*. Es entsteht aus dem unmodifizierten durch Einwirkung von Reizen. Seine Oberseite ist galvanometrisch negativ gegen die Unterseite, der Ruhestrom im Blatte also von oben nach unten gerichtet.

BURDON SANDERSON¹⁾ legte in seinem sog. „Grundversuch“ an zwei senkrecht übereinander befindliche Stellen des einen Flügels eines unmodifizierten Blattes Reizelektroden, die zu einem die Reizströme erzeugenden Induktorium führten, an zwei symmetrisch dazu gelegene Stellen des anderen Blattflügels Ableitungselektroden, die zu einem Capillarelektrometer führten. Die Blathälften waren in der Regel durch Gipsverbände fixiert, das Auftreten der beob-

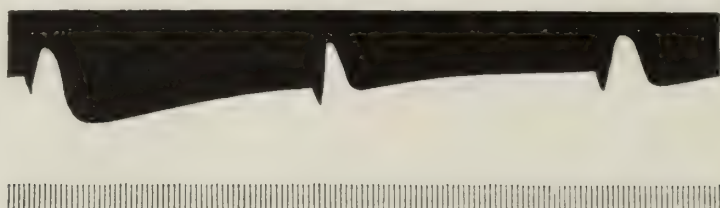


Abb. 301. 10 Striche der Zeitmarkierung entsprechen 1 Sekunde. (Aus BIEDERMANN: Elektro-physiologie II.)

achteten Aktionsströme ist also nicht an die Ausführung der Schließbewegung gebunden. War die Reizbewegung nicht behindert, so ging stets die elektrische Schwankung der Bewegung voraus. Die Abb. 301 zeigt den Erfolg einer Reizung.

Es erfolgt zunächst ein kleiner aufsteigender Vorschlag, d. h. die bereits vorhandene elektrometrische Positivität der oberen Blattfläche wird momentan noch gesteigert, dann kehrt sich die Richtung des Galvanometerauschlages um, und die obere Fläche wird elektrometrisch negativ gegen die untere. Etwa eine halbe Sekunde nach der Reizung zeigt dieser Ausschlag sein Maximum mit etwa 0,08 Volt, um abzuklingen und in einen entgegengesetzt gerichteten Nacheffekt überzugehen, bei dem die Unterseite noch bedeutend stärker galvanometrisch negativ gegen die Oberseite wird, als sie es vor Beginn der Reizung war. Dieser Nacheffekt klingt nur sehr allmählich im Laufe mehrerer Sekunden ab. Wir haben also nach Reizung eines unmodifizierten Blattes abgesehen von dem kurzen Vorschlag einen kurz dauernden, dem Ruhestrom entgegengesetzt gerichteten Aktionsstrom und einen demselben folgenden, dem Ruhestrom gleichgerichteten Nachstrom. Der erstere hat höhere EMK als der letztere. Reizt man einige Sekunden nach der ersten Reizung das Blatt zum zweitenmal, so verläuft die Erscheinung genau so, nur ist die dem Ruhestrom gleichgerichtete Nachwirkung kaum noch merklich, um bei den folgenden Reizungen ganz zu verschwinden, so daß also — wieder abgesehen von dem kurzen Vorschlag — aus der diphasischen Schwankung nach der ersten Reizung eine monophasische bei den folgenden wird. Aber nicht nur, daß nach einigen Reizungen die zweite

¹⁾ BURDON-SANDERSON: Biol. Zentralbl. Bd. 2, S. 481. 1882/83; Bd. 9, S. 1. 1889/90. — BURDON-SANDERSON u. PAGE: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B. Bd. 25, S. 411. 1877.

Phase des Aktionsstromes des erstmalig gereizten Blattes verschwindet, in der die Unterseite eine gegenüber dem Ruhezustande erhöhte galvanometrische Negativität zeigt, es verschwindet nach einigen Reizungen sogar die bestehende Potentialdifferenz zwischen Ober- und Unterseite und schließlich wird die Unterseite galvanometrisch positiv gegen die Oberseite. Es tritt somit durch die vorangegangenen Reizungen eine Modifikation ein, die sich stundenlang auch ohne weitere Reize erhält. Hand in Hand mit dieser Veränderung des Ruhestroms geht eine Veränderung des Aktionsstroms. Er ist nämlich bei den modifizierten Blättern umgekehrt gerichtet wie bei den unmodifizierten. Gehen wir von einem modifizierten Blatte aus, das nicht kurz zuvor gereizt worden ist, sondern dessen Modifikation auf bereits längere Zeit zurückliegenden Reizungen beruht, so erhalten wir eine diphasische Schwankung. Sie setzt etwa $\frac{1}{5}$ sec nach der Reizung ein, indem der Ruhestrom sich umkehrt und die untere Seite galvanometrisch negativ gegen die Oberseite wirkt. Nach etwa $\frac{1}{2}$ sec erreicht dieser Aktionsstrom das Maximum seiner EMK, etwa 0,09 Volt und es setzt die entgegengesetzte Phase ein, bei der die Unterseite positiver wird als sie es vor der Reizung war. Ihre EMK ist geringer etwa 0,02 Volt. Ungefähr $1\frac{1}{2}$ sec nach der Reizung hat sie ihren Höhepunkt erreicht, sie nimmt sehr allmählich ab, so daß als Nachwirkung der Reizung die Unterseite galvanometrisch noch positiver geworden ist, als sie es vor der Reizung war. Bei den folgenden Reizungen bemerkt man von der zweiten Phase des Aktionsstromes überhaupt nichts mehr. Eine längere Ruhepause ist nötig, bis die Positivität der Unterseite wieder in ihren Ausgangszustand zurückgekehrt ist, und dann erhält man auch wieder bei Reizung die diphasische Schwankung.

Zur Erzielung der Modifikation ist aber nicht die Einwirkung elektrischer Reize nötig, die so stark sind, daß eine Erregungswirkung vom Reizort fortgeleitet wird, welche vom gegenüberliegenden Flügel als elektrische Schwankung abgeleitet werden kann. Vielmehr tritt Modifikation als Folge von schwacher elektrischer Durchströmung auch dann ein, wenn am gegenüberliegenden Blattflügel keinerlei Veränderung gegen den normalen Ruhezustand nachzuweisen ist. Es handelt sich bei dieser Modifikation also um eine mehr oder weniger lokale Erscheinung, die unabhängig von der Richtung des erzeugenden Reizstromes ist. War der erzeugende Reizstrom sehr schwach, so verschwindet die Reizwirkung in kurzem wieder, während stärkere Ströme langdauernde Modifikation als Nachwirkung erzeugen. Durch die Lokalisierung der von schwachen elektrischen Strömen ausgelösten Modifikation kann es dazu kommen, daß bei einer Blatthälfte die Oberseite galvanometrisch positiv gegen die Unterseite ist, also unmodifiziert, bei der anderen die Unterseite gegen die Oberseite. Wird nun eine stärkere mechanische oder elektrische Reizung appliziert, durch die ein Aktionsstrom hervorgerufen wird, so ist die elektrische Schwankung, die der Ausdruck dieser Erregung ist, in den beiden Blatthälften entgegengesetzt, wie dies ja nach den früheren Darlegungen bei modifizierten und unmodifizierten Blättern der Fall ist.

Eine große Anzahl Versuche über Aktionsströme an *Dionaea* mit anderer Versuchsanordnung findet man bei MUNK¹⁾ beschrieben.

Als weiteres Beispiel seien die Aktionsströme angeführt, die auf einen zugeleiteten Reiz im Blattstielgewebe entstehen und zwar wurde von BOSE²⁾ speziell *Mimosa* diesbezüglich untersucht. Gereizt wurde — wohl thermisch — am Fiederblattstiel, abgeleitet wurde mittels einer bis auf die Spitze isolierten Nadel, die ins Blattstielgewebe eingestochen wurde und einer an der Sproßachse

¹⁾ MUNK, H.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1876, S. 30.

²⁾ BOSE, CH. J.: The nervous mechanism of plants. London 1926.

angebrachten Elektrode. Die Nadelelektrode wurde nach und nach um je 50 μ tiefer in den Blattstiel gestochen und in jeder Schicht wurde der Aktionsstrom beobachtet, den ein jeweils gleicher am Fiederblattstiel applizierter Reiz hervorrief.

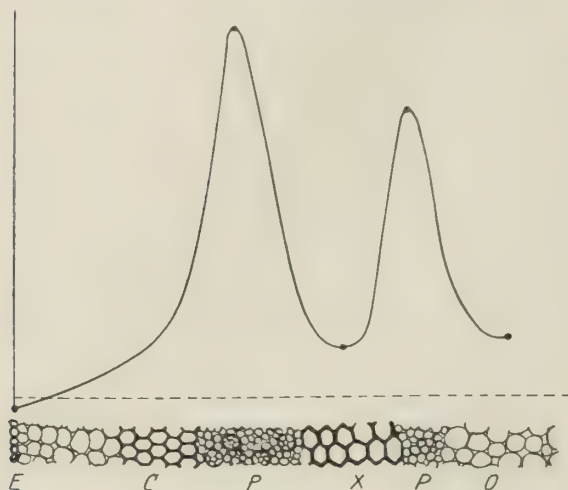


Abb. 302. Erklärung im Text. *E* Epidermis, *C* Rinde, *P* äußeres bzw. inneres Phloem, *X* Xylem, *O* Mark. (Aus BOSE: Nervous Mechanism 1926.)

Richtung und Intensität der beobachteten Aktionsströme seien an der beigegebenen Kurve erläutert (Abb. 302). An der Epidermis entsteht galvanometrische Positivität, in den tiefer gelegenen Schichten Negativität. Diese ist am stärksten in dem äußeren und innerem Phloem, während sie in dem dazwischenliegenden Xylem nur sehr gering ist. Die Erregungsleitung ist also im Phloem am stärksten.

IV. Erklärungsversuche der Aktionsströme bei Pflanzen.

Die Erklärungsversuche der Aktionsströme bei Pflanzen beziehen sich entweder auf ihre physiologische oder ihre physikalisch-chemische Natur. Zunächst wollen

wir wissen, mit welchen physiologischen Vorgängen in der Pflanze die Aktionsströme verknüpft sind, ob mit Assimilation, mit Atmung, Permeabilitätsänderungen usw. Die hierauf folgende Frage nach der physikalisch-chemischen Natur dagegen lautet: aus welcher Energieform entsteht die elektrische Energie des beobachtenden Aktionsstromes und unter welchen physikalisch-chemischen Bedingungen? Unter Hinweis auf das der Beantwortung dieser Fragen gewidmete Kapitel über Theorie der elektromotorischen Erscheinungen von CREMER soll hier nur insoweit einiges über die Erklärungsversuche bemerkt werden, als es auf die speziellen pflanzlichen Verhältnisse Bezug hat. Nur die erste Frage nach der physiologischen Natur der Aktionsströme hat bis jetzt die Pflanzenphysiologen beschäftigt. Ihre Antwort lautet: Die Aktionsströme beruhen teils auf Vorgängen, die sich direkt im Plasma abspielen, also z. B. Erregungsvorgängen, teils auf Vorgängen, die höchstens indirekt mit plasmatischen Vorgängen verknüpft sind, wie Flüssigkeitsbewegungen und Turgescenzänderungen. Diesen Standpunkt nehmen unter anderen HAAKE¹⁾, BURDON-SANDERSON²⁾, BIEDERMANN³⁾ und BOSE⁴⁾ ein, während eine ältere Anschauung KUNKELS⁵⁾, der alle Aktionsströme auf Flüssigkeitsbewegung zurückführen wollte, heute aufgegeben ist. Als spezielles Beispiel seien die Anschauungen BOSES skizziert. BOSE nimmt an, daß bei plasmatischer Erregung normales Gewebe galvanometrisch negativ wird, geschwächtes oder überreiztes Gewebe galvanometrisch positiv, ferner, daß Turgorabnahme galvanometrische Negativität, Turgorzunahme galvanometrische Positivität bedinge. So deutet er den S. 864 besprochenen Einfluß der Ent-

¹⁾ HAAKE, O.: Flora Bd. 50, S. 454. 1892.

²⁾ BURDON-SANDERSON: Zitiert auf S. 872.

³⁾ BIEDERMANN: Zitiert auf S. 759.

⁴⁾ BOSE, CH. J.: The nervous mechanism of plants. London 1926.

⁵⁾ KUNKEL, A.: Zitiert auf S. 869.

fernung zwischen Reizort und Ableitungselektrode auf den Typ des Aktionsstromes folgendermaßen: Vom Reizort breitet sich a) eine Erregungswelle plasmatischer Natur aus, b) eine Flüssigkeitsbewegung, die auf Turgorabnahme infolge Permeabilitätserhöhung am Reizort beruhe und Turgorzunahme an vom Reizort entfernten Stellen bedinge. Da die Flüssigkeitsbewegung sich rascher ausbreite als die Erregung, so erhalte man bei schlechter Reizleitfähigkeit des zwischen Reiz- und Ableitungsort gelegenen Gewebes zunächst Positivität, dann Negativität an der Ableitungselektrode, bei ganz schlechter nur Positivität, bei guter Negativität, da in diesem Falle die plasmatische Erregung etwa gleichzeitig mit der hydrostatischen Schwankung an der Ableitungselektrode eintreffe und deren Wirkung überkompensiere. Der Geltungsbereich dieser Anschauung steht vorläufig noch nicht fest. Auch die Deutung der einzelnen Phasen der Aktionsströme von *Dionaea* ist noch durchaus strittig, die Meinungen BURDON-SANDERSONS und BOSES gehen in diesem Punkte weit auseinander¹.

¹ LUNDBLAD, T.: Beiträge zur pflanzlichen Elektrophysiologie, Upsala 1927, konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

Die elektrischen Organe.

Von

HANS ROSENBERG

Berlin.

Mit 29 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal *Gymnotus electricus*. Nach seinem Tode bearbeitet von E. DU BOIS-REYMOND. Mit zwei Abhandlungen von G. FRITSCH. Leipzig: Veit & Comp. 1881. — FRITSCH, G.: Die elektrischen Fische. 1. Abteilung: *Malopterurus electricus*. 2. Abteilung: Die Torpedineen. Leipzig 1887 und 1890. — BIEDERMANN, W.: Elektrophysiologie. Die elektrischen Fische, S. 748—842. Jena: G. Fischer 1895. — BALLOWITZ, E.: Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses (*Malopterurus electricus* Lacépède). Jena: G. Fischer 1899. — GARTEN, S.: Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organes der Zitterrochen. Bd. 25 d. Abhandl. d. mathemat.-physikal. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., Nr. 5. Leipzig: B. G. Teubner 1899. — GOTCH, F.: The physiology of electrical organs in E. A. SCHÄFER's Text-book of Physiol., S. 561—591. Edinburgh u. London 1900. — MENDELSON, M.: Poissons électriques in RICHET's Dictionnaire de Physiol. Bd. 5, S. 366. 1902. — BIEDERMANN, W.: Elektrische Fische. Ergebnisse der Physiologie Bd. 2, 2. Abt., S. 239. 1903. — BORCHERT, M.: Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems von Torpedo. Erste Mitteilung. Jena: G. Fischer 1903. (Neurobiologische Arbeiten. Herausgeg. von Oskar Vogt. Zweite Serie: Weitere Beiträge zur Hirnanatomie. Bd. 1, Lief. 1. Jenaische Denkschriften X.) — GARTEN, S.: Die Produktion von Elektrizität. 6. Die elektrischen Erscheinungen an den elektrischen Organen der Zitterfische. Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 170—214. Jena: G. Fischer 1910. — BERNSTEIN, J.: Elektrobiologie. 6. Kap.: Die elektrischen Organe, S. 108—130. Braunschweig: Vieweg & Sohn 1912. — BÜTSCHLI, O.: Elektrische Organe in den Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Bd. 1. Berlin: J. Springer 1912 (Neudruck 1921). — FUJI, K.: Researches on the electric discharge of the isolated electric organ of *Astrape* (japanese electric ray) by means of oscillograph. Journ. of the coll. of science, imperial university, Tokyo. Bd. 37, Art. 1. Tokyo 1914. — KRAUSE, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. *Torpedo ocellata*, S. 683. Berlin u. Leipzig 1923.

I. Geschichtliches und Allgemeines.

Die mit der Tätigkeit der lebenden Gewebe verknüpften elektrischen Ströme, die im allgemeinen wegen ihrer Schwäche nur mit besonderen Hilfsmitteln nachzuweisen sind und ihre Bedeutung erst einer verfeinerten Forschung zu enthüllen beginnen, finden einen machtvollen und sinnfälligen Ausdruck in der Entladung der sog. *elektrischen Organe einiger Fischarten*. Die überraschende Fähigkeit dieser Tiere, zur Abwehr oder zum Angriff schmerzhaftes Schlüge auszuteilen, und zwar nicht nur bei unmittelbarer Berührung, sondern auch durch das umgebende Wasser, war schon im Altertum bekannt und beschäftigte bis in die Gegenwart eine große Zahl zum Teil hervorragender Gelehrter. Geschichtliche Einzelheiten und die umfangreiche ältere Literatur bieten mehrere frühere Ar-

beiten¹⁾. Der entscheidende Schritt auf dem Wege der Erkenntnis geschah zweifelsohne durch den Nachweis, daß der Schlag der Zitterfische elektrischer Natur ist (ADANSON 1751, S'GRAVESANDE 1754, WALSH 1772, WILLIAMSON 1773, CAVENDISH 1776, FARADAY 1838). Aber erst die von DU BOIS-REYMOND für Nerv-, Muskel- und Drüsenströme entwickelte Methodik ermöglichte eine systematische elektrophysiologische Untersuchung. Innerhalb der Grenzen, die der Einsicht in das Wesen der elektrischen Lebenserscheinungen heute gezogen sind, sind die Vorgänge bei der Entladung der elektrischen Organe ergründet.

Einen wichtigen Beitrag zu ihrem Verständnis brachte die Entdeckung BABUCHINS²⁾, daß die elektrischen Organe der meisten Zitterfische im Laufe der Ontogenese aus angelegten oder schon ausgebildeten Teilen der *quergestreiften Muskulatur* hervorgehen [eine Ausnahme bietet möglicherweise der Zitterwels³⁾]. Diese Abstammung beseitigt die Sonderstellung, die den elektrischen Organen anzuhaften und der Deszendenztheorie zu widersprechen schien. Dennoch bleibt die phylogenetische Entstehung dieser Gebilde, selbst wenn man vom Zitterwels absieht, ungeklärt. Zwar sind bei verschiedenen Fischarten unvollkommene elektrische Organe gefunden worden, die schwache, nur einige Volt betragende elektromotorische Kräfte produzieren, aber eben deshalb scheinen sie eines Selektionswertes zu ermangeln [DU BOIS-REYMOND⁴⁾]. Vielleicht sind die Zitterfische gar nicht die einzigen Vertreter der Tierreihe, die über elektrische Organe verfügen. So berichtet LEDER⁵⁾ über eine in Kleinasien beheimatete Lungenschnecke, eine *Daudebardia*, die sich in der umschließenden Hand ruckweise zusammenzieht und streckt, wobei ein eigenartiges Prickeln empfunden wird. LEDER vermutet, daß von der ganzen Oberfläche des Tieres kleine elektrische Schläge ausgehen. Seine Schilderung läßt an einen Zusammenhang von Muskelaktion und Elektrizitätsproduktion denken. Bisher fehlt leider der Beweis für LEDERS Annahme, der die unabhängige Entwicklung elektrischer Organe bei verschiedenen Tierstämmen sicherstellen würde. GARTEN⁵⁾ bemerkt, daß Fisch und Schnecke sich in feuchter Umgebung aufhalten, die eine elektrische Fernwirkung erst ermöglicht.

¹⁾ Besonders C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal. Bearbeitet von E. DU BOIS-REYMOND. Leipzig 1881. — BALLOWITZ, E.: Das el. Organ des afrikanischen Zitterwelses. Jena 1899. — BIEDERMANN, W.: Elektrophysiologie. Jena 1895. — GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 170. Jena 1910. — Vgl. auch ROSENTHAL, J.: Allgemeine Physiologie der Muskeln und Nerven, S. 151. Leipzig 1877. — DU BOIS, AEMILIUS: Quae apud veteres de piscibus electricis exstant argumenta. I. D. Berlin 1843.

²⁾ BABUCHIN: Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1870, S. 241 u. 257; 1872, S. 545; Arch. f. Anat., Physiol. u. wissensch. Med. 1876, S. 500 (Zusammenfassung über Torpedo, Raja, Mormyrus). — Vgl. ferner TH. W. ENGELMANN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 149. (Raja). — EWART, I. C.: Philos. Transact. of the roy. soc. of London Bd. 179, B, S. 539. 1888; Bd. 183, B, S. 389. 1892. — OGNEFF, I.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1897, S. 270 (Torpedo).

³⁾ Siehe G. FRITSCH: Die elektrischen Fische. Abt. I: *Malopterurus electricus*, Leipzig 1887. — Dagegen BABUCHIN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 250. — IWANZOFF, N.: Der mikroskopische Bau des elektrischen Organs von Torpedo, Anhang 2. Moskau 1895. — BALLOWITZ, E.: Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses, S. 67ff. Jena 1899.

⁴⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: in C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 67ff. Vgl. auch FRITSCH, G.: Die elektrischen Fische im Lichte der Deszendenzlehre. Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge, herausgegeben von R. VIRCHOW u. FR. VON HOLTZENDORFF, Serie 18, H. 430/431. 1884.

⁵⁾ Zit. nach S. GARTEN: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 172. Vgl. auch G. VALENTIN in R. Wagners Handwörterb. d. Physiol. Bd. 1, S. 274. Braunschweig 1842. — Rein physikalische Ansammlungen statischer Elektrizität an der Oberfläche von Organismen gehören nicht in diesen Zusammenhang. Vgl. die historische Übersicht bei B. DANILEWSKY: Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität, S. 1—8 der Einleitung. Leipzig 1902. — Über elektrodynamische Felder in der Umgebung tätiger Muskeln vgl. F. SAUERBRUCH und W. O. SCHUMANN, Münch. med. Wochenschr. 1928, S. 681.

Unter den gegenwärtig bekannten elektrischen Fischen ist der in den Strömen Südamerikas lebende *Gymnotus electricus* wegen seiner Größe und Schlagstärke an erster Stelle zu nennen. Er wird $1\frac{1}{2}$ –2 m lang und entfaltet eine elektromotorische Kraft von mehreren hundert Volt, die bei geeigneter Zuleitung Menschen und Lasttiere hinstürzen läßt, kleinere Lebewesen, wie Fische und Frösche, tötet. DU BOIS-REYMOND¹⁾ schätzte sie auf 300 Daniell; neuerdings konnte EILENFELDT²⁾ unter CREMERS Leitung an etwa 50 cm langen Tieren bis zu 650 Volt, an einem 92 cm langen Exemplar 866 Volt messen. Der Zitteraal zeigt im Aufbau seines Gehirns und in der Anordnung seiner Muskulatur eine engere Verwandtschaft zu den Siluroiden (Welsen) als zu den übrigen Gymnotinen [FRITSCH³⁾].

Von den zahlreichen elektrischen *Torpidineen* (Zitterrochen) übt die im Atlantischen Ozean vorkommende, eine Länge von mehr als $1\frac{1}{2}$ m erreichende *Torpedo occidentalis* ebenfalls gewaltige Wirkungen aus, während die in europäischen Meeren lebenden kleineren Zitterrochen schwächere Entladungen von ziemlich geringer Potentialdifferenz abgeben. SCHÖNLEIN⁴⁾ fand am isolierten Organ von *Torpedo* einen Maximalwert von 31 Daniell, GARTEN⁵⁾ sah gelegentlich etwas höhere Werte; etwa dieselbe Spannung beobachtete FUJI⁶⁾ ebenfalls am isolierten Organ des japanischen elektrischen Rochen *Astrape*, CREMER⁷⁾ an unversehrten Zitterrochen aus dem Mittelmeer, in einer anderen Versuchsreihe bei *Torpedo marmorata* maximal 70–80 Volt. Da aber die Leitfähigkeit des Seewassers weit größer ist als die des Flußwassers, vermag ein mittelgroßer Zitterrochen das umgebende Salzwasser mit Stromkurven annähernd derselben Intensität zu durchsetzen wie ein ebenso großer Zitteraal das Süßwasser. Die Batterien der Zitterrochen entsprechen also ihrer Aufgabe bei mäßiger Spannung und geringem inneren Widerstande. Die in Flüssen lebenden starkelektrischen Fische (Zitteraal und Zitterwels) dagegen sind ihrem schlechtleitenden Milieu durch den hohen inneren Widerstand ihrer langgestreckten, elektromotorisch äußerst kräftigen Organe angepaßt. Der Schlag eines in Salzwasser verbrachten Zitterwelses wird daher durch den guten Nebenschluß für den eingetauchten Finger unmerklich, obwohl er im Süßwasser stärker empfunden wird als der Schlag der Zitterrochen in Seewasser [DU BOIS-REYMOND⁸⁾].

Der *Zitterwels* (*Malopterurus electricus*) bewohnt die größeren Flüsse Afrikas, etwa zwischen dem 30. Grad nördlicher und dem 20. Grad südlicher Breite; er scheint nur selten länger als 60 cm zu werden, die meisten gefangenen Exemplare sind wesentlich kleiner. Trotz seiner geringen Größe erzeugt der *Malopterurus* hohe elektromotorische Kräfte, die GARTEN⁹⁾ nach einer Saitenelektrometerkurve CREMERS auf 450. SÜRDER¹⁰⁾ (unter CREMER) nach einer Oszillographenkurve auf

¹⁾ In C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 281.

²⁾ EILENFELDT, W.: Über den Reflexschlag von *Gymnotus electricus*, untersucht mit dem Oszillographen. Inaug.-Dissert. d. Tierärztlichen Hochschule Berlin 1914. Auszug in Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 3, S. 195. 1926.

³⁾ In C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 351ff.

⁴⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 408. 1896.

⁵⁾ GARTEN, S.: Abh. d. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. 25, S. 253. 1899.

⁶⁾ FUJI, K.: Researches on the electric discharge of the isolated electric organ of *Astrape* etc. Journ. of the coll. of sc., imp. univ. of Tokyo. Bd. 37, Article 1. 1914.

⁷⁾ Zit. nach S. GARTEN: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 179, sowie unveröffentlichte Saitenelektrometerkurven von M. CREMER. — Ferner M. CREMER: Verh. d. Ges. dtsh. Naturf. u. Ärzte 1908, S. 523.

⁸⁾ In C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 411.

⁹⁾ In Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 200.

¹⁰⁾ SÜRDER, H.: Untersuchungen über den Verlauf und die Größe der elektromotorischen Kraft des Schlages von *Malopterurus electricus* usw. Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochschule Berlin 1912.

400 Volt schätzt. REMMLER¹⁾ fand im CREMERSchen Institut bei einem frisch aus Hamburg eingetroffenen Fisch von 19 cm Länge den maximalen Wert von 356 Volt bei 19° C. Da die Schlagspannung in den nächsten 6 Wochen auf die Hälfte absank, wird sie vermutlich in den heimatlichen Gewässern des Tieres noch höher gewesen sein als zur Zeit der ersten Untersuchung.

Auch die früher als pseudoelektrisch bezeichneten Schwanzorgane der gewöhnlichen *Rochen* sind, wie instrumentelle Untersuchungen ergaben, elektromotorisch wirksam; sie entwickeln jedoch nur schwache Potentialdifferenzen — pro Zentimeter Organlänge etwa $1,2$ Volt, d. h. ungefähr 10 mal weniger als Torpedo [BURDON SANDERSON und GOTCH²⁾].

Über einige weitere elektrische Fische finden sich nur unzulängliche physiologische Daten, obschon sie anatomisch eingehend untersucht sind. Von den *Mormyri* des Nils berichtet BABUCHIN³⁾, daß ihre Entladungen vom Menschen gerade noch empfunden werden. Auch der Schlag des vor einigen Jahren an amerikanischen Küstenstrichen entdeckten *Astrosopus* ist fühlbar⁴⁾; aus den anatomischen Angaben schätzt GARTEN⁵⁾ die elektromotorische Kraft seines Schlages kaum halb so stark wie die des Zitterrochenschlages. Ein „pseudoelektrisches“ Organ vermutete SACHS⁶⁾ bei einer südamerikanischen Gymnotusart [*Sternopygus virescens*⁷⁾]. Bei dem eben dahingehörigen *Steatogenys elegans* (STEINDACHNER) konnte LOWREY⁸⁾ neuerdings (sicherlich sehr schwache) elektrische Organe mikroskopisch nachweisen, während fünf andere verwandte Spezies keinen Anhalt für das Vorhandensein eines elektrischen Organes boten.

II. Anatomie.

1. Organisation und Entwicklungsgeschichte.

Die elektrischen Organe der verschiedenen Fischarten, der stark- und der schwachelektrischen, zeigen einen im wesentlichen übereinstimmenden Bauplan. Ein bindegewebiges Gerüst bildet eine zusammenhängende Reihe von Fächern oder Kästchen, deren jedes ein *elektrisches „Element“* [BALLOWITZ⁹⁾], gewöhnlich nach seiner Form als *Platte oder Scheibe* bezeichnet, beherbergt. Die Platte teilt das Kästchen in zwei Räume, die mit Gallertmasse ausgefüllt sind¹⁰⁾. Durch die Gallerte verlaufen Nerven und Gefäße: die *Nerven* treten mit der *einen Plattenseite* in enge Verbindung, während die *andere Plattenseite stets nervenlos* ist. Die Fächer mit ihren Platten sind parallel zur Plattenebene geschichtet und bilden (mit Ausnahme von Malopterurus), sich regelmäßig deckend,

¹⁾ REMMLER, W.: Untersuchungen über die Abhängigkeit der nach außen ableitbaren maximalen elektromotorischen Kraft des Malopterurus electricus von der Temperatur mit Hilfe des Oszillographen. Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochschule Berlin 1913.

²⁾ BURDON SANDERSON, J. u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 9, S. 137. 1888. (Raja Batis u. clavata.)

³⁾ BABUCHIN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 250.

⁴⁾ DAHLGREN, U. u. F. SILVESTER: The electric organ of the Stargazer, *Astrosopus* (Brevoort). Anat. Anzeig. Bd. 29, S. 387. 1906.

⁵⁾ In Wintersteins Handb. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 172. 1906.

⁶⁾ Untersuchungen am Zitteraal, S. 69.

⁷⁾ Siehe dagegen G. FRITSCH in SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 374. — Vgl. ferner G. VALENTIN, in R. Wagners Handwörterb. d. Physiol. Bd. I, S. 252, 274 u. 310. 1842.

⁸⁾ LOWREY, A.: Journ. of morphol. Bd. 24, S. 685. 1913.

⁹⁾ Von BALLOWITZ auch Elektroplax (entsprechend der Myoplax) genannt.

¹⁰⁾ Für Torpedo und *Astrosopus* trifft diese Darstellung nicht vollständig zu, vgl. unten. Siehe auch die Gegenüberstellung der Organe von Torpedo, Gymnotus und Malopterurus auf Tafel 2 bei M. SCHULTZE: Zur Kenntnis der elektrischen Organe der Fische. 2. Abt.: Torpedo. Abh. d. naturf. Ges. zu Halle. Bd. 5, S. 15. 1860.

ein mehr oder weniger hohes Prisma, auch *Säule* genannt, wie denn die Zusammensetzung aus abwechselnden Lagen mehrerer Stoffe schon VOLTA selbst an die von ihm entdeckte Säule erinnerte und ihn und andere Forscher jener Zeit zu weitgehenden Analogien veranlaßte. Eine kleinere oder größere Anzahl derartiger Säulen, eine längs der anderen sich erstreckend, sind zu einem Organ verbunden. Im Tier sind zwei bilateral symmetrische Organe vorhanden, deren Säulen entweder *in longitudinaler oder in dorsoventraler Richtung* verlaufen.

Die elektrischen Organe der Raja- und Mormyrusarten sind auf der niedrigsten Entwicklungsstufe stehen geblieben. Während nämlich bei den Torpedineen und bei Gymnotus die morphologischen Charaktere der muskulären Herkunft in den fertigen Organen verlorengegangen sind und ihre Matrix nur aus der Entwicklungsgeschichte¹⁾ oder vergleichend anatomisch aus dem Fehlen gewisser Muskelgruppen erschlossen werden kann, enthalten die ausgebildeten Elektrophoren der Rajae und Mormyri noch Reste quergestreifter Muskulatur. BABUCHIN¹⁾, ENGELMANN¹⁾ und EWART¹⁾ konnten an jungen Rochen die Umbildung der Muskelfasern, die anfänglich noch contractil sind, in die elektrischen Platten beobachten. Unter allmählichem Verlust der Doppelbrechung schwellen die vorderen Faserenden birnförmig an, wobei jedoch die Streifung erhalten bleibt; nach Schwund der hinteren Faserenden und nach verwickelten Verschiebungen der einzelnen Schichten liefert jede dieser Elektrophoren genannten Muskelfasern eine Elektrophore. Im Gegensatz zu Raja (und Torpedo) verwandeln sich beim Mormyrus mehrere Muskelfasern in eine Platte. Bei Torpedo erfolgt die beschriebene Metamorphose schon im Embryo; demgemäß sind auch die plattenbildenden Fasern noch nicht ausdifferenziert und kontraktionsfähig, zeigen aber bereits eine zarte Querstreifung. Der Entwicklungsgang der Organe von Gymnotus und Malopterurus ist unbekannt, da es bisher nicht gelang, Brut dieser Fische aufzufinden. Der Vergleich des Gymnotus mit verwandten, nicht elektrischen Fischarten (Welsen) lehrt, daß bestimmte Muskelbündel (Teile des M. lateralis imus und der tiefen Flossenträgermuskeln) bei ihm nicht vorhanden und durch die elektrischen Organe ersetzt sind²⁾. Ebensolche Homologie ergibt sich für die elektrischen Organe von Torpedo mit den Beißmuskeln des gewöhnlichen Rochen, und auch für die übrigen elektrischen Fische läßt sich angeben, welche Muskeln in die elektrischen Organe aufgegangen sind (G. FRITSCH). Nur bei Malopterurus ist auch auf diese Weise keine Sicherheit zu erlangen³⁾. „Es ist demgemäß“, wie BIEDERMANN im Anschluß an FRITSCH sagt⁴⁾, „das Auftreten der elektrischen Organe im Körper *nicht an eine bestimmte Region gebunden*, sondern jede Muskelgruppe, deren normale Funktion für die Existenz des Individuums entbehrlich erscheint, kann als gleichwertige Grundlage der Entwicklung elektrischer Organe betrachtet werden.“

2. Raja und Mormyrus.

Das elektrische Organ der gewöhnlichen *Rochen*⁵⁾ liegt in den letzten zwei Dritteln des Schwanzes beiderseits lateral von der dorsalen und ventralen Musku-

¹⁾ OGNEFF, L., BABUCHIN, TH. W. ENGELMANN, I. C. EWART: zitiert auf S. 877.

²⁾ FRITSCH, G., in C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 355 u. 376.

³⁾ FRITSCH, G., BABUCHIN, N. IWANZOFF: zitiert auf S. 877.

⁴⁾ BIEDERMANN, W.: Elektrophysiologie, S. 776.

⁵⁾ In der Darstellung des anatomischen und besonders des mikroskopischen Aufbaues folge ich überwiegend E. BALLOWITZ: Anatomische Hefte Bd. 7, 1. Abt., S. 285. 1897. Für die makroskopischen Verhältnisse vgl. auch I. C. EWART: Philos. transact. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 183, S. 389. 1892, besonders Tafel 26, 27 u. 29. Herrn Geh. Rat BALLOWITZ verdanke ich auch die Überlassung mehrerer Abbildungen sowie freundliche Hinweise auf die neuere anatomische Literatur.

latur. Jedes dieser spindelförmigen Gebilde steckt mit seinem vorderen Ende in dem lateralen Schwanzmuskel, dessen unmittelbare Fortsetzung es darstellt; die seitliche Oberfläche des mittleren und hinteren Drittels liegt unter der Haut. Es ist von einer festen Bindegewebshülle umschlossen, von der zahlreiche, sich durchkreuzende Längsscheidewände ins Innere strahlen und es in röhrenförmige Räume unterteilen. Diese werden durch senkrechte Querscheidewände in einzelne kleine Kammern getrennt. In jeder Kammer befindet sich eine mehrseitige oder annähernd kreisrunde Platte, deren Ebene zur Längsachse des Tieres senkrecht gestellt ist. Auf diese Weise entsteht ein longitudinales Säulenbündel. Jede Säule enthält pro Zentimeter Länge etwa 15 Platten¹⁾. Die Platte besitzt also eine vordere und hintere Fläche sowie einen Rand; von der Kammerwand ist sie durch eine schmale *Gallertschicht* geschieden. Die in den bindegewebigen Wänden verlaufenden Äste der elektrischen Nerven gelangen unter fortgesetzter

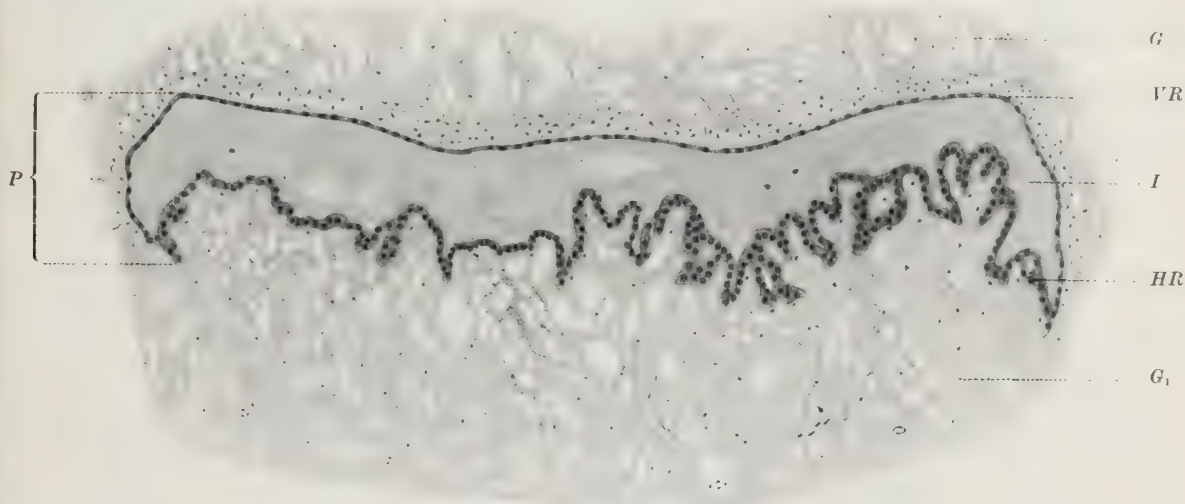


Abb. 303. Vertikaler Durchschnitt durch die elektrische Platte von *Raja* senkrecht zu den Flächen der Platte (Inhalt einer Bindegewebskammer). *G* vorderes, *G*₁ hinteres Gallertgewebe. *P* elektrisches Element oder Platte. *VR* vordere, *HR* hintere Rindenschicht. *I* lamelläre Innensubstanz. (Nach E. BALLOWITZ.)

Verzweigung durch die vordere Gallertschicht an die Vorderseite der Platte. In der breiten hinteren Gallertschicht befinden sich die Blutgefäße, die jedoch nicht in die Platte eindringen.

Die Platte (Abb. 303) selbst besteht aus drei Schichten: einer vorderen und einer hinteren *Rindenschicht*, die eine *Innensubstanz* umschließen. Die ganze Platte ist von einer glashellen Membran, dem *Elektrolemm*, umhüllt. Die vordere, ziemlich ebene Fläche ist glatt und wird durch ein Syncytium mit einer einfachen Lage zahlreicher, regelmäßig verteilter Kerne gebildet, die nebst ihrem Plasmasaum in den Lücken eines äußerst dichten, feinfädigen Netzgerüsts liegen. Am Plattenrande geht diese Zellage auf die Hinterfläche über und bekleidet die dort vorhandenen unregelmäßigen zottigen Fortsätze der Innensubstanz. Die *vordere Rindenschicht* zeigt auf Querschnitten eine unmittelbar unter dem Elektrolemm gelegene stäbchenführende Zone (Abb. 304), die auf Flächenschnitten als ein Netz erscheint, dessen Balken mit einem dichten Pelz von kleinen, gegen die Platte gerichteten *Stäbchen* besetzt sind (Abb. 305). Nach BALLOWITZ zählen diese Stäbchen an der Oberfläche jeden elektrischen Elements nach Hunderttausenden

¹⁾ BURDON SANDERSON, J. u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 10, S. 259. 1889.

oder gar Millionen. Die Bedeutung dieses Strukturbestandteiles wird noch durch seine Beziehung zum nervösen Apparat erhöht. Die Netzbalken bestehen nämlich aus einer Hülle und dem von ihr umschlossenen Inhalt. Die Hülle wird

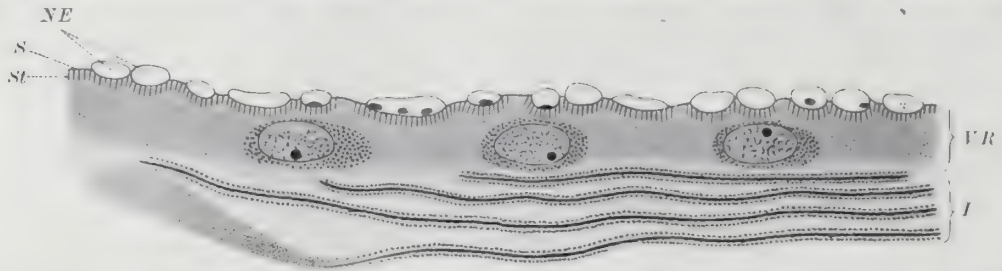


Abb. 304. Schnitt senkrecht zur Oberfläche durch die vordere Rindensubstanz der *Rajaplatte*. *VR* vordere Rindensubstanz. *I* Lamellen der Innensubstanz. In der Rindensubstanz drei Zellen mit abgeplattetem großen Kern mit deutlichem Kernkörperchen. *S* vorderes Elektrolemm. *NE* Nervenendigungen (darin intensiv gefärbte Körnchen). *St* Zone der elektrischen Stäbchen. (Nach E. BALLOWITZ.)

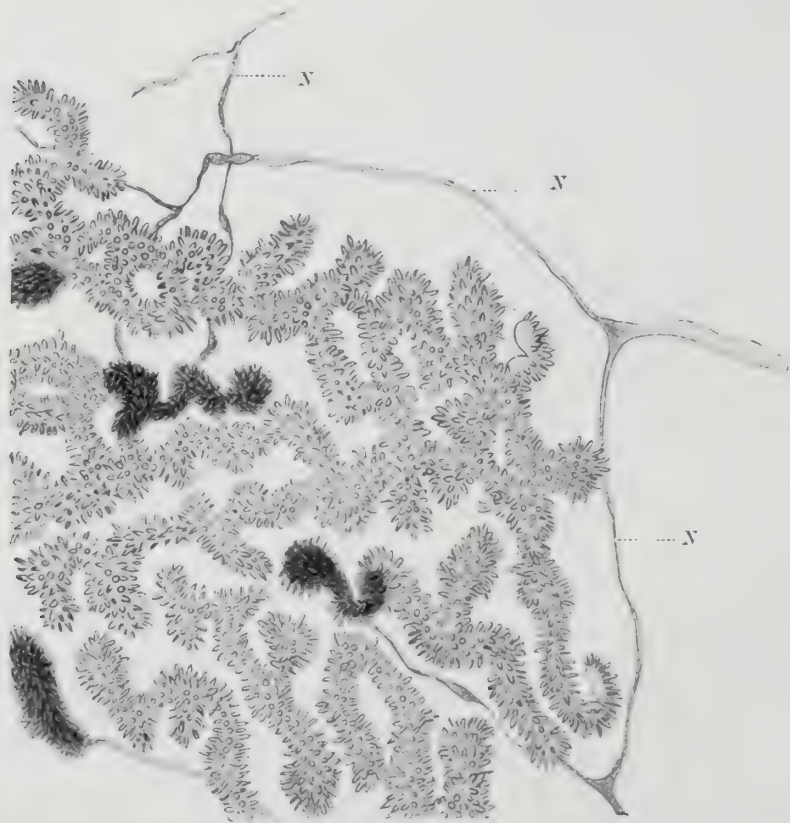


Abb. 305. Stäbchennetz aus der Platte von *Raja*. Netzbalken am Eintritt der Faserenden dunkel imprägniert, an der ganzen, der Platte zugekehrten Fläche mit dichtem Stäbchenpeiz besetzt. *N* Nervenästchen. (Nach E. BALLOWITZ.)

hinten vom Elektrolemm, vorn von einer Membran gebildet, die mit den Scheiden der letzten Nervenzweige zusammenhängt. Die *Nervenästchen* selbst gehen in den Inhalt der Netzbalken über, der wahrscheinlich als unmittelbare Fortsetzung der Achsenzylinder aufzufassen ist; das *Netz* (nicht aber, wie frühere Autoren meinten, die ganze Platte) ist also vermutlich der *motorischen Nervenplatte*

gleichzusetzen. Den Stäbchenbesatz hält BALLOWITZ für einen Abkömmling des dem Sarkolemm homologen Elektrolemms. Die freien Enden der Stäbchen ragen in das Netzgerüst der Rindensubstanz hinein und sind möglicherweise mit ihm verbunden.

Die *Innensubstanz* der elektrischen Platte besteht aus zahlreichen, miteinander abwechselnden hellen und dunklen Lamellen, die unregelmäßig gefaltet sind (sog. mäandrische Schicht). Die Lamellen sind, wie erwähnt, aus quergestreiften Muskelfasern hervorgegangen und zeigen auch noch eine Andeutung der fibrillären Zusammensetzung. Nach ENGELMANN sind die hellen Zonen mit den anisotropen Querscheiben, die ihre Doppelbrechung im Laufe der Umwandlung rasch einbüßen, die dunklen Zonen mit den isotropen Querscheiben zu identifizieren¹⁾. Weitere Linien und Körnchenlagen der Innensubstanz deutet BALLOWITZ als Reste der übrigen Querbänder. Neuerdings hat WOERDEMAN²⁾ mikrochemisch nachgewiesen, daß die ursprünglich doppelbrechenden Lamellen durch einen hohen Gehalt an Kalium in bestimmter Verteilung (kondensiertes Kalium nach MACALLUM) ausgezeichnet sind, wie man es in den anisotropen Lagen der Schwanzmuskeln des Rochen findet. Nach BALLOWITZ ist die Mitte jeder hellen Lamelle von einem feinen Fächernetz durchzogen, das sich dem gewundenen Verlauf der Lamelle vollkommen anschmiegt.

Die *hintere Rindenschicht* ist dicker als die vordere, sonst aber ganz ähnlich beschaffen; doch *fehlen* ihr die *elektrischen Stäbchen* vollständig. Die Gallertmasse ist mit einem feinen fibrillären Gerüst durchsetzt, das sich von der bindegewebigen Wand zum Elektrolemm spannt und der Platte als elastisches Polster dient.

Die nervöse Versorgung des Organs erfolgt teils von den vorderen Wurzeln, teils von den Stämmen der benachbarten Spinalnerven; die zahlreichen Zweige gelangen durch die bindegewebigen Septa zu den einzelnen Fächern der Säulen³⁾. Ein Reflexzentrum befindet sich in den Lobi optici, nach deren Abtragung reflektorische Entladungen nicht mehr zustande kommen. Afferente Bahnen verlaufen in den meisten Spinalnerven sowie in einzelnen Ästen des Trigemini⁴⁾.

Die elektrischen Organe der *Mormyri* liegen ebenfalls im Schwanz des Fisches und erstrecken sich in der Längsrichtung des Tieres. Auch die Elektrophax ist ähnlich gebaut wie bei Raja, zeigt aber in der Innenschicht zwei Lagen quergestreifter Muskelfasern sowie an vorderer und hinterer Rindenschicht einen Stäbchenbesatz. Die Ausläufer der elektrischen Nerven⁵⁾ begeben sich an die Fortsätze der hinteren Rindenschicht. Die Plattenzahl schwankt bei den verschiedenen Mormyrusarten zwischen etwa 15 und 30 pro Zentimeter⁶⁾. Ein näheres Eingehen auf die Anatomie dieser Organe erübrigt sich, da sie physiologisch kaum erforscht sind⁷⁾.

¹⁾ ENGELMANN, TH. W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 149. 1894.

²⁾ WOERDEMAN, M. W.: Verslag van de gewone vergaderingen der wis- en natuurkundige afdeling (K. Ak. van wetensch. te Amsterdam), Bd. 29, 1. Teil, S. 567. 1920.

³⁾ ROBIN, CH.: Journ. de l'anat. et de la physiol. Bd. 2, S. 506 u. 577. 1865. — EWART, J. C.: Philos. transact. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 183, S. 389. 1892.

⁴⁾ BURDON SANDERSON, J. u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 10, S. 259. 1889.

⁵⁾ SCHLICHTER, H.: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 84. 1906.

⁶⁾ OGNEFF: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64, S. 565. 1898.

⁷⁾ BABUCHIN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 250. — FRITSCH, G.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1892, Suppl.-Bd., S. 221. — Über Gymnarchus niloticus vgl. G. FRITSCH: Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1885, 1. Hälfte, S. 119. — DAHLGREN, U.: Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Washington Bd. 6, S. 159. 1914.

3. Torpedo.

Die elektrischen Organe von *Torpedo* umgeben in Gestalt von flachen, nierenförmigen Körpern auf beiden Seiten die Kopf- und Kiemenregion (Abb. 306). Mit ihrer Ober- und Unterfläche grenzen sie an die äußeren Bedeckungen der Bauch- und Rückenfläche. Bei den einzelnen Arten erreichen die Organe eine sehr verschiedene Größe: beispielsweise sind sie beim japanischen Zitterrochen

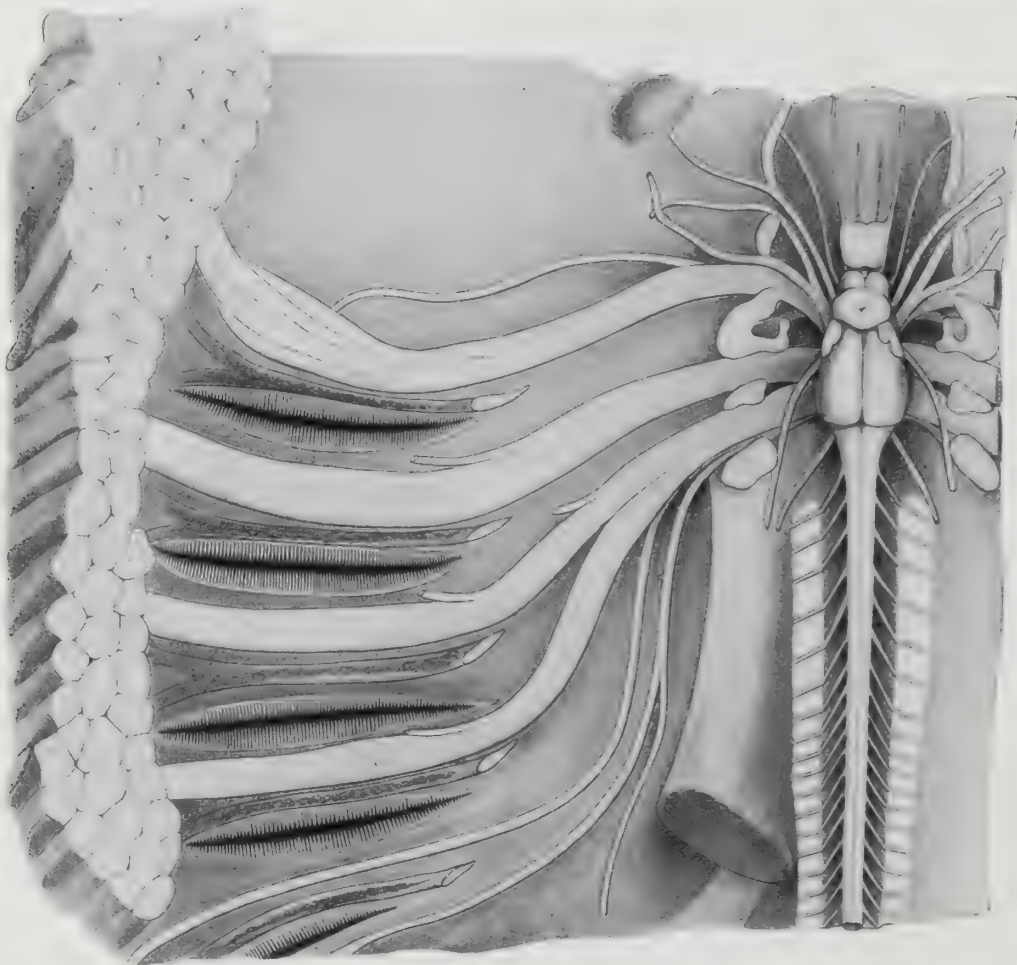


Abb. 306. Nervenpräparat von *Gymnotorpedo occidentalis*, hergestellt von J. HUNTER, gezeichnet von G. FRITSCH.

etwa 6 cm lang und 2,5 cm breit¹⁾, bei Zitterrochen des Mittelmeeres gewöhnlich 15–20 cm lang und 10 cm breit²⁾. Jedes Organ ist aus zahlreichen, vertikal gestellten unregelmäßigen fünf- bis sechseckigen Prismen zusammengesetzt und bietet in der Aufsicht das Bild einer Honigwabe. Die Zahl der prismatischen Säulen eines Organs beträgt bei *T. ocellata* etwa 400, bei *T. marmorata* annähernd 500, variiert aber bei anderen Spezies von ungefähr 140 bis über 1000 (eine Übersicht der Befunde gibt BIEDERMANN³⁾). DELLE CHIAJE⁴⁾ stellte den Satz auf,

¹⁾ FUJI, K.: Researches on the electric discharge of the isolated organ of *Astrape* usw. Journ. of the College of Science, Imperial University of Tokyo, Bd. 37, Article 1. 1914.

²⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 174. 1910.

³⁾ BIEDERMANN, W.: Elektrophysiologie, S. 780. Jena. 1895.

⁴⁾ DELLE CHIAJE: Atti del R. Istituto d'Incoraggiamento alle Scienze naturali di Napoli Bd. 6. 1839, 40.

daß alle Säulen beim Embryo schon angelegt sind, daß sie also an Zahl nicht zunehmen, sondern nur an Größe wachsen. Dieser Satz von der *Präformation der elektrischen Elemente*, dessen entwicklungsgeschichtliche Begründung BABUCHIN in der von ihm nachgewiesenen Abstammung der elektrischen Platten von embryonalen Muskelfasern erkannte, wurde durch die Tatsache sichergestellt, daß die Zahl der Säulen bei Embryonen, kleinen und großen Exemplaren derselben Spezies mit geringen Abweichungen übereinstimmt¹⁾. Die Zahl der Elektroplaxen einer einzelnen Säule beträgt bei *T. ocellata* und *marmorata* etwa 400; ein Organ setzt sich also aus 160 000—200 000 Platten zusammen²⁾. Auf einen entsprechenden Wert führt die Zählung der Achsenzylinder der elektrischen Nerven [jeder Achsenzylinder versorgt drei Platten²⁾]. Da die Dicke des Organs, d. h. die Säulenhöhe nur gering ist, entfallen auf 1 cm sehr viel mehr Platten als beim Schwanzorgan der gewöhnlichen Rochen.

Die dorsalwärts leichtgewölbten Platten stehen senkrecht auf der Säulenchse und treten an ihrer Unterfläche mit den Nerven in Verbindung, die zusammen mit den Gefäßen die ventrale Gallertschicht durchziehen. Vor seinem Eintritt in die Säule zerfällt jedes Nervenästchen in ein feines Büschel (R. WAGNER) von durchschnittlich 18 Zweigen, die von einer Kante des Prismas an ebenso viele übereinanderliegende Platten treten; auf diese Weise erhält jede der gewöhnlich



Abb. 307. Teil eines Stäbchennetzes der *Torpedoplatte*, auf welchem sich stellenweise Stücke des Nervenendnetzes (dunkelbraun) imprägniert haben. Endäste eines Nervenstämmchens gehen zu den Maschen der Nervenendnetzteile, die ihrerseits miteinander zusammenhängen. Stäbchen mit Endkugeln auf dem Stäbchennetz deutlich erkennbar. Elektrisches Organ von *Torpedo Narce Risso*, schnelle Golgimethode, starke Vergrößerung. (Nach E. BALLOWITZ.)

sechseckigen Platten sechs Nervenzweige (G. FRITSCH), die sich forgesetzt dichotomisch teilen und nach Verlust der Markscheide schließlich in ein anastomosierendes Endnetz übergehen. Auch bei *Torpedo* steht dieses *Nervenendnetz* in innigem Zusammenhange mit einem auf der ventralen Plattenseite gelegenen *Stäbchennetz*³⁾ (Abb. 307). Das Stäbchennetz besteht aus einem dünnen, ziemlich regelmäßigen Maschenwerk, daß eine netzartige Membran bildet. Auf den Balken dieser Membran erheben sich zahlreiche, mehr oder weniger gekrümmte Stäbchen, deren eines Ende im Netz wurzelt, während ihr freies Ende ventralwärts gerichtet

¹⁾ BABUCHIN: Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1882, S. 866; Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1882, S. 414 u. 1883, S. 239. — FRITSCH, G.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1886, S. 358. Die elektrischen Fische, 2. Abt.: Die Torpedineen. Leipzig 1890.

²⁾ FRITSCH, G.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1890, S. 183.

³⁾ BALLOWITZ, E.: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42, S. 459. 1893.

ist. Jedes einzelne Stäbchen zeigt an seinen beiden Polen ein Endkügelchen; wenn, was häufig vorkommt, mehrere Stäbchen mit ihren Basen verschmelzen, fehlen die Polkörnerchen an der Verbindungsstelle. Diese Kügelchen bedingen bei Flächenansicht die sog. BOLLsche Punktierung. Die Ausbreitungen des Nervenendnetzes decken in weitem Bereich die Balken des Stäbchennetzes; auf diese Weise kommen die Stäbchen in enge Berührung mit der unter ihnen befindlichen, anscheinend hüllenlosen nervösen Substanz [im Querschnitt bilden sie den sog. Palisadensaum¹⁾]. Der dorsale Teil der elektrischen Platte besteht aus einem feinfädigen, mit Körnerchen und ventral mit Körnern durchsetzten Gerüst, das mit einer protoplasmatischen Masse erfüllt ist und zahlreiche Zellen (aber keine Ganglien) einschließt. Diese dorsale Schicht ist daher als ein großes Syncytium zu deuten, in dem Reste seiner myogenen Herkunft nicht mehr mit Sicherheit zu entdecken sind. Zwischen dorsaler und ventraler Schicht liegt eine glashelle Haut; nach oben wird die Platte durch eine dünne, mit Bindegewebszügen verstärkte Hülle abgeschlossen. Die ganze Platte (sog. Lamelle) ist frei von Gefäßen und schwebt in der interlamellären Gallerte. Eine bindegewebige Unterteilung der Gallertlage in eine dorsale und ventrale Schicht ist nicht vorhanden.

Die *Innervation* der Torpedoorgane wird von Hirnnerven besorgt: auf der Rückseite des verlängerten Markes, zu beiden Seiten der Mittellinie, liegen zwei bohngroße Körper, die sog. elektrischen Lappen, die nach FRITSCH²⁾ aus wuchernden motorischen Vagus- und Trigeminskernen hervorgehen. Jeder Lappen entsendet vier elektrische Nerven (von über 4 mm Dicke bei mittelgroßen Tieren: SCHÖNLEIN), die zunächst unter der Rückenmuskulatur, dann vor und zwischen den Kiemen zur Seite ziehend das zugehörige elektrische Organ erreichen. Nach MUSKENS³⁾ sind außer dem Vagus Facialis und Glossopharyngeus in die Bildung der elektrischen Nerven einbezogen. Jedenfalls sind die *Lobi electrici* in der Hauptsache als umgewandeltes Vaguszentrum zu betrachten.

Nach BORCHERT⁴⁾ erscheinen die *Lobi electrici* als mächtige, jederseits aus etwa 60 000 riesigen Zellen bestehende Anschwellungen des zentralen Höhlengraus, die von beiden Seiten nach der Mittellinie wachsend die Vaguskerne seitlich abdrängen. Die Zellen des elektrischen Kerns erstrecken sich frontal, caudal und lateral über den Umkreis der Basis hinaus, mit der der elektrische Lappen dem Nachhirn aufsitzt. Die seitlich bis in den Vagus Kern reichende Ausbreitung ist eine wichtige Stütze für die Anschauung von FRITSCH. Die Verbindung des Lobus electricus mit dem Höhlengrau vermittelt höchstwahrscheinlich die reflektorische Erregung, während die Verbindung mit dem Nachhirn die von den vorderen Hirnteilen zufließenden willkürlichen Erregungen leiten kann. Vom Hirn aus erregt lediglich die Reizung der Lobi el. starke elektrische Entladungen, umgekehrt wird durch Zerstörung eines elektrischen Lappens jede spontane und reflektorische Entladung des gleichseitigen Organs verhindert [MATTEUCI⁵⁾]. Die Ganglienzellen der Lobi el. zeigen eine fibrilläre Struktur, die besonders am Neuriten hervortritt, und in unregelmäßige, stellenweise zusammenhängende

¹⁾ Vgl. dagegen F. CRÉVATIN: Anat. Anzeig. 1898, S. 243.

²⁾ FRITSCH, G.: Die elektrischen Fische. 2. Abt.: Die Torpedineen. Leipzig 1890.

³⁾ MUSKENS: Tijdschr. d. Nederlandsche Dierkunde Vereeniging, 2. Serie, Deel 4, S. 1. 1893/94. — Vgl. auch WIEDERSHEIM: Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, S. 158. Jena 1898.

⁴⁾ BORCHERT, M.: Zur Kenntnis des Zentralnervensystems von Torpedo. Neurobiologische Arbeiten, von O. Vogt, Serie 2, Bd. 1., Mitt. 1. Jena 1902—4. Jenaische Denkschr. X.

⁵⁾ MATTEUCI: Traité des phénomènes électrophysiologiques des animaux. Paris 1844. Vgl. jedoch die unten geschilderten Beobachtungen SCHÖNLEINS.

Gruppen verteilte Nissl-Körper. Nach *Durchschneidung der elektrischen Nerven* der einen Seite entwickeln sich allmählich Degenerationserscheinungen, die alle Ganglienzellen des zugehörigen Lobus electricus in gleicher Weise betreffen — „ein Beweis dafür, daß alle Zellen in der gleichen Abhängigkeit von den Nervenfasern der Nervi electrici stehen, wir also kein zweites höheres Zentrum im Lobus electricus selbst zu suchen haben“ [GARTEN¹]. Im peripheren Nervenende nimmt die Färbbarkeit der Achsenzylinder mit der Erregbarkeit ab, um nach 2 bis längstens 3 Wochen mit dieser zu verschwinden. Zum selben Zeitpunkt beginnt der Markscheidenzerfall in den feinsten markhaltigen Ästchen; erst nach 37 Tagen fand GARTEN²) eine feine Vakuolisierung in der marklosen Verzweigung, wobei er unentschieden läßt, ob es sich nur um präterminale oder auch um terminale Fasern handelt; eine Atrophie des Endnetzes war jedenfalls noch nicht zu beobachten (auch bei anderen Kaltblütern setzt die Degeneration der motorischen Endplatten erst 2—3 Wochen nach der Durchschneidung ein).

4. Gymnotus electricus.

Die große Ausdehnung haben die elektrischen Organe beim Zitteraal erlangt³). In jeder Körperhälfte liegt ein größeres oberes und ein kleineres unteres Organ. Die symmetrischen Teile grenzen in der Mittellinie, durch schmale Scheidewände getrennt, aneinander. Das kleine Organ erstreckt sich in Form eines dreiseitigen, auf einer Kante stehenden Bandes etwa von der Grenze des ersten (vorderen) und zweiten Fünftels der Gesamtlänge bis fast in die Schwanzspitze; nach vorn und hinten sich verjüngend, erreicht es hinter der Körpermitte eine Höhe von 2—3 cm. Das sehr viel massigere große Organ ist vorn am dicksten und verschmälert sich erst im hinteren Körperabschnitt wesentlich; es hat etwa dieselbe Länge wie das kleine Organ und zeigt ebenfalls einen dreiseitigen, aber unregelmäßig begrenzten Querschnitt. Schwimmblase und Wirbelsäule mit der umgebenden Muskulatur befinden sich, auf einen verhältnismäßig kleinen Raum beschränkt, dorsal von den großen Organen. Das große Organ setzt sich nach BALLOWITZ aus einigen 20 bis etwa 50 Säulen zusammen; die größere Säulenzahl wird bemerkenswerterweise bei den kleineren Exemplaren beobachtet, so daß man bei den größeren Exemplaren auf den Schwund der schwächeren randständigen Säulen schließen muß und auch für Gymnotus den DELLE CHIAJE-BABUCHINSCHEN Präformationssatz als gültig ansehen darf. Die Säulen verlaufen in der Längsrichtung, durchziehen aber nicht das ganze Organ, sondern biegen allmählich ventralwärts ab. In den auf diese Weise entstehenden spitzwinkligen, nach hinten offenen Abschnitt lagern sich ebenso orientierte Säulenbündel, die eine ungefähr zehnmal so große Fachweite aufweisen wie die übrigen und von DU BOIS-REYMOND⁴) nach ihrem Entdecker als SACHSsche Bündel bezeichnet wurden. Auch in den hinteren Teilen der kleinen Organe zeigt die Fachweite häufig eine Zunahme. Nach BALLOWITZ ist die hintere Organregion auf einem primitiven Zustand geblieben (man vergleiche die große Fachweite bei der schwachelektrischen Raja). Bei kleinen Fischen beträgt die Fachweite in den vorderen Teilen des großen Organs durchschnittlich 0,08—0,1 mm, bei ausgewachsenen Tieren 0,13—0,16 mm. Die Plattenzahl ist bisher nicht genau ermittelt, beläuft sich aber schätzungsweise für ein 1 m langes Exemplar mit 80 cm

¹) GARTEN, S.: Arch. f. Anat. (u. Physiol.), Anat. Abt. 1900, S. 133.

²) GARTEN, S.: Beiträge zur Physiologie des elektrischen Organs der Zitterrochen. Abh. d. math.-physik. Kl. d. K. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 25, S. 253. 1899.

³) Vgl. besonders E. BALLOWITZ: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50, S. 686. 1897. Dasselbst Literatur.

⁴) DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 61.

Organlänge bei Berücksichtigung des weitfächerigen SACHSSchen Bündels auf 6000 hintereinandergelegene Platten (DU BOIS-REYMOND¹⁾). Die wesentlich niedrigeren Ziffern einiger älteren Autoren sind als falsch anzusehen.

Jede Platte hat die Gestalt eines in ihrem Fach senkrecht stehenden rechteckigen Streifens, dessen oberer und unterer längerer Rand an den Fachwänden befestigt ist (Abb. 308). Die Plattenebene steht senkrecht auf der Längsachse

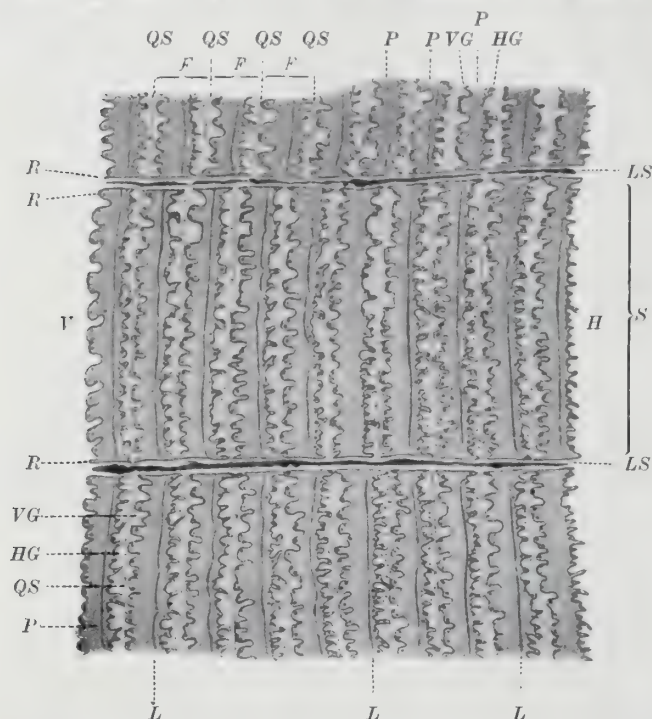


Abb. 308. Sagittalschnitt durch einen Teil des elektrischen Organes von *Gymnotus* (Schnittführung parallel zur Medianebene des Tieres). *R* senkrecht durchschnittenen Randleisten der Platte. *L* sog. Pacinische Linie (Schrumpfungerscheinung). *V* vorn, *H* hinten. *LS* Längsscheidewand. *QS* Querscheidewand. *F* Fach. *S* elektrische Säule. *P* elektrische Platte. *VG* Gallertgewebe in dem vor der Platte gelegenen Fachraum. *HG* Gallertgewebe in dem hinter der Platte gelegenen Fachraum. (Nach E. BALLOWITZ.)

des Fisches und füllt das Fach in der Querrichtung vollständig aus. Der Raum zwischen Vorderfläche der Platte und vorderer Querscheidewand ist mit einer schmalen Gallertschicht ausgekleidet; in dem hinter der Platte gelegenen Fachraum befindet sich eine dickere Gallertschicht, in die aus den Längsscheidewänden die Gefäße und Nerven eintreten (Abb. 309). Letztere begeben sich ausschließlich an die *Hinterseite der Platte*, auf der sie sich ausbreiten; die Gefäße dringen nicht in die Platte ein. Beide Flächen der Platte sind mit Vorsprüngen versehen: die vordere mit nebeneinanderliegenden dicken, mehrfach gekerbten, annähernd zylindrischen *Papillen*, die hintere mit zahlreichen, unregelmäßig geformten, zottenartigen Fortsätzen (Dornpapillen nach DU BOIS-REYMOND). Die Plattenränder sind glatt. Papillen und Zotten sitzen einer Mittelschicht auf, in die sie ohne Grenze übergehen. Die ganze Platte ist von einer strukturlosen Membran umhüllt; dieses Elektrolemm muß auch bei *Gymnotus* als Abkömmling des Sarkolemmes der quergestreiften Elektroblasten aufgefaßt werden. Die *Mittelschicht* nebst ihren Fortsätzen besteht aus einem einheitlichen Gewebe, das aus einem äußerst feinmaschigen, körnchenhaltigen Fädchengerüst mit einem vermutlich protoplasmatischen Inhalt und aus spärlichen Zellen zusammengesetzt ist. Dieser Plattenbestandteil zeigt also bei *Raja*, *Torpedo* und *Gymnotus* eine auffallende *Übereinstimmung*, die BALLOWITZ²⁾ besonders betont, hat aber bei *Gymnotus* eine gewaltige Massenentwicklung erfahren. An der Oberfläche der Papillen der Vorderschicht ist die Gerüstsubstanz in Form eines dicht unter dem Elektrolemm sitzenden Fädchensaumes angeordnet; ein echter Stäbchenapparat ist aber an der Vorderseite nicht vorhanden. Dagegen ist die *ganze Hinterfläche*

¹⁾ DU BOIS-REYMOND: in Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 280.

²⁾ BALLOWITZ, E.: Anat. Anzeig. Bd. 13, Nr. 4 u. 5. 1897.

mit einem Saum enggestellter *Stäbchen* überzogen, die, der inneren Elektrolemmfläche aufsitzend, mit ihren freien Enden ins Platteninnere gerichtet sind. Die Stäbchen sind also bei *Gymnotus* nicht wie bei *Raja* und *Torpedo* mehr oder weniger auf den Bereich des Nervenendnetzes beschränkt, sondern unter ungeheurer Vermehrung ihrer Zahl über die ganze Hinterfläche verbreitet¹⁾. Auch durch ihre Zartheit und mangelnde Golgi-Färbbarkeit unterscheiden sie sich von den ähnlichen Strukturen der genannten Fischarten. Vor dem Stäbchensaum liegen Anhäufungen größerer Körner (Reste quergestreifter Substanz? Stoffwechselprodukte?). Eine in der Mittelschicht zuerst von PACINI gesehene Trennungslinie ist durch Schrumpfung vorgetäuscht.

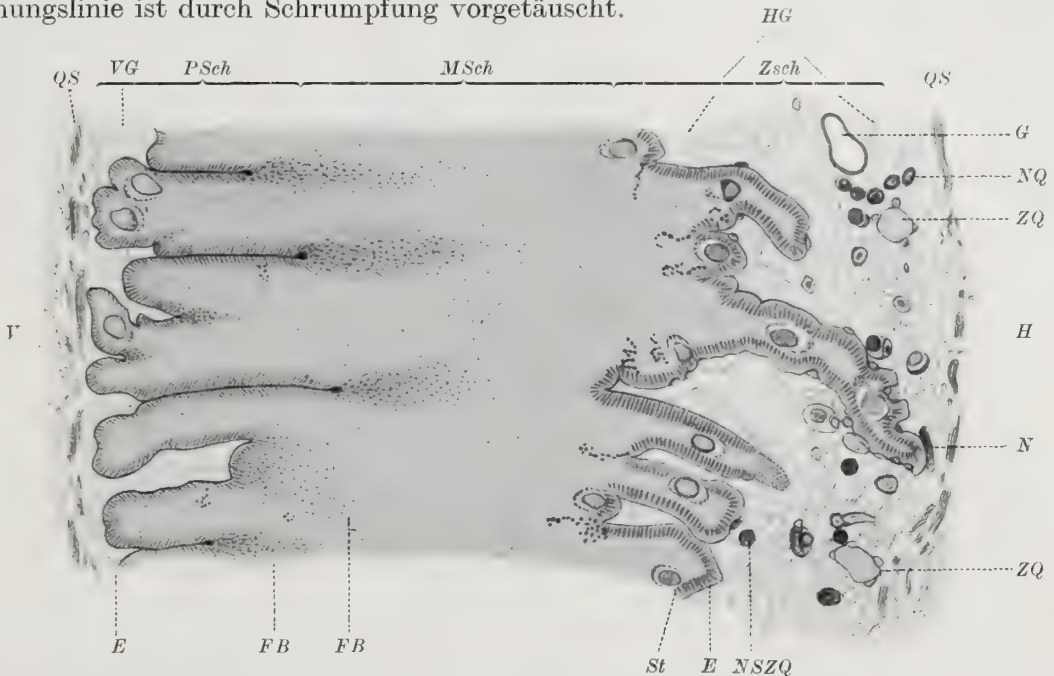


Abb. 309. Stück einer senkrecht zu ihrer Oberfläche geschnittenen *Gymnotusplatte* in ihrem Fachraum zwischen den beiden Querscheidewänden (d. h. Horizontalschnitt bei starker Vergrößerung). *QS* Durchschnitte der Bindegewebsbündel der Querscheidewände. *V* vorn, *H* hinten. *PSch* Papillenschicht. *MSch* Mittelschicht. *ZSch* Zottenschicht. *FB* Fibrillenbüschel. In der Zotten- und Papillenschicht sieht man die gruppenweise oder in Reihen angeordneten Körner. Das Ende einer Zotte ist an ihrer Oberfläche im Schnitt gestreift, so daß die durch die Stäbchen hervorgerufene Punktierung sichtbar ist. *St* Stäbchensaum. *E* Elektrolemm. *ZQ* Zottenquerschnitte mit daran sitzenden Querschnitten der Nervenendigungen, *NQ* Nervendurchschnitte. *NSZQ* Querschnitt durch Nervenscheidenzelle und Nerv. *G* Gefäßquerschnitt. (Nach E. BALLOWITZ.)

Die elektrischen *Nerven* entspringen aus Ganglienzellgruppen, die entlang der Hinterseite des Zentralkanal über das Rückenmark verteilt sind und etwa 350 Nerven durch die vorderen Wurzeln zum Organ senden²⁾. Ein höheres Koordinationszentrum ist nicht bekannt, muß aber angenommen werden, da das Organ sich sowohl streckenweise (im Gebiet sensibler Reizung) als auch im ganzen entladen kann, wie es für eine maximale Wirkung erforderlich ist³⁾. Die Nerven laufen im medianen Septum nach unten und gelangen durch Längs-

¹⁾ Im Jugendzustand zeigt die *Torpedoplatte* dieselbe gleichmäßige Anordnung der Stäbchen. Vgl. J. OGNEFF: Arch f. (Anat. u.) Physiol. 1897, S. 270.

²⁾ FRITSCH, G.: Anhang 1 von C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 331 ff.

³⁾ DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 149 ff. — Die von VALENTIN als *Lobi electrici* bezeichneten Hirnteile sind als Cerebellum anzusprechen (G. FRITSCH: Anhang 1 von C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 309 ff.)

und Querscheidewände in die hintere Gallertschicht, wo sie sich dichotomisch weitgehend aufteilen. Erst unmittelbar vor der Endausbreitung werden sie marklos und legen sich an die Zotten, auf deren Oberfläche sie ein zartes Geflecht bilden. Diese Endkörbe sind miteinander durch feine Fäden verbunden, so daß auch beim Gymnotus eine *Kontinuität des Terminalnetzes* besteht (obschon es nicht sichergestellt ist, daß das Elektrolemm der ganzen Hinterfläche von den Netzmaschen bedeckt ist). Auf diese Weise ist eine annähernd gleichzeitige Erregung der gesamten Platte garantiert¹⁾. Der das *Gallertgewebe* durchsetzende zarte Faserfilz befestigt das Elektrolemm an die benachbarten Bindegewebsbestandteile.

Der Massen- und Oberflächenvergrößerung der Zitteraalplatte wird eine besondere funktionelle Bedeutung zugeschrieben. DU BOIS-REYMOND glaubte, daß die dickere Platte eine größere elektromotorische Kraft produzieren könnte, während GARTEN²⁾, der diese Ansicht bezweifelt, durch die Inhaltszunahme die Möglichkeit zur Materialspeicherung für wiederholte Betätigung gegeben sieht. Die Oberflächenvergrößerung erleichtert nach GARTEN den Stoffaustausch der dicken Platte mit den umgebenden Gefäßen und vermindert den Leitungswiderstand, den das Elektrolemm höchstwahrscheinlich einer Ionenverschiebung entgegengesetzt.

5. *Malopterurus electricus*.

Die entwicklungsgeschichtliche Herleitung des *elektrischen Organs von Malopterurus* ist, wie erwähnt, nicht bekannt. Trotz allgemeiner Übereinstimmungen zeigt es sehr wesentliche anatomische und physiologische Abweichungen vom Verhalten der Organe der geschilderten Fische (Raja, Torpedo, Gymnotus). Es liegt als eine dicke Schicht sulzigen Gewebes *unmittelbar unter der Haut*, mit der es fest verwachsen ist, während es gegen die Muskulatur durch eine glatte sehnige Membran abgegrenzt wird (Abb. 310). Man kann daher gemäß der Beschreibung GARTENS nach Durchtrennung der Bauchhaut in der Medianlinie die Haut samt Organschwarte und Nerven seitlich abklappen und ohne Nebenverletzung zu Gesicht bringen. Das Organ reicht vorn seitlich bis nahe an die Brustflossen, dorsal und ventral etwas weiter kopfwärts. Die größte Dicke (etwa 1 cm) besitzt das Organ in der Mitte des Rumpfes. Nach hinten erstreckt es sich oben bis zum Beginn der Fettflosse, unten bis zum Anfang der Afterflosse, zwischen beiden buchtet es sich seitwärts etwas weiter schwanzwärts aus. Die Durchtrittsstellen der im Organbereich befindlichen Flossen sind ausgespart.

Die beiderseitigen Organhälften sind an Rücken und Bauch durch mediane Scheidewände getrennt. Die Bindegewebsbündel der Cutis umhüllen das Organ nach außen und gehen in das *bindegewebige Gerüst* des Organs über. Dieses Gerüst besteht nach BALLOWITZ³⁾ aus kleinen spaltförmigen Fächern, die quer zur Längsachse des Tiers orientiert sind und sich regellos ineinanderschieben, wobei die Wände immer zwei benachbarten Fächern gemeinsam sind. Die kurzen Durchmesser der linsenartigen Hohlräume liegen aber stets in der Längsrichtung, so daß eine sagittale Aufeinanderfolge der Plattenebenen [mit Ausnahme einiger, besonders der hinteren Organteile⁴⁾] gewahrt ist. Jedes Fach enthält eine Platte,

¹⁾ BALLOWITZ, E.: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50, S. 740. 1897.

²⁾ GARTEN, S.: in Wintersteins Handb. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 191.

³⁾ BALLOWITZ, E.: Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses, S. 52. Jena 1899.

⁴⁾ FRITSCH, G.: Die elektrischen Fische. I. Abt.: *Malopterurus electricus*. Leipzig 1887. Infolgedessen ist die hintere Organhälfte von geringerer elektromotorischer Wirksamkeit (DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 152).

die mit ihrer Hinterfläche die Vorderfläche der hinteren Fachwand bedeckt (Abb. 311). Die *Nervenendigung* tritt an die *Hinterseite der Platte*. Zwischen Vorder-

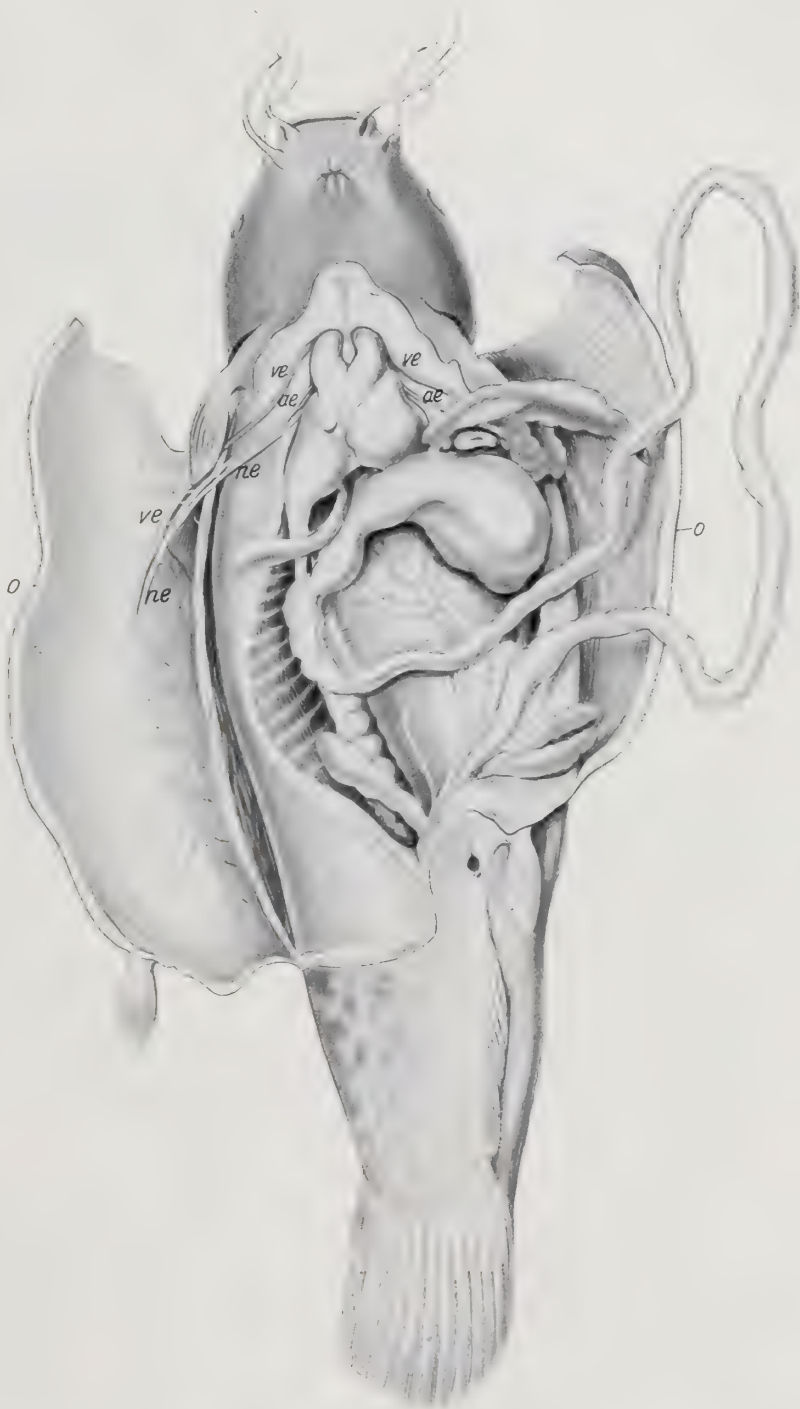


Abb. 310. *Malopterurus electricus*. o elektrisches Organ. n. e. elektrischer Nerv. a. e. Arteria electrica. v. e. Vena electrica. (Nach G. FRITSCH.)

fläche der Platte und vordere Fachwand ist ein Gallertpolster geschoben. Die Platten sind dünne, scheibenartige Gebilde mit unregelmäßig gelapptem Rand.

Ihre Größe, die mit der Größe des Tieres schwankt, beträgt im Durchmesser etwa 1 mm, ist also erheblich kleiner als die der anderen elektrischen Fische. Der periphere Teil der Platte ist flach, nur am Rand etwas nach vorn vorspringend. Der zentrale Plattenteil besitzt annähernd die Form eines Saugnapfes mit vorgewulstetem Rand und zentraler Vertiefung (Trichterfeld nach BALLOWITZ), die sich nach hinten in einen soliden, seitlich abgebogenen Stiel von etwa 0.25 mm Länge fortsetzt, der die Nervenendigung aufnimmt (Abb. 312). Vorder- und

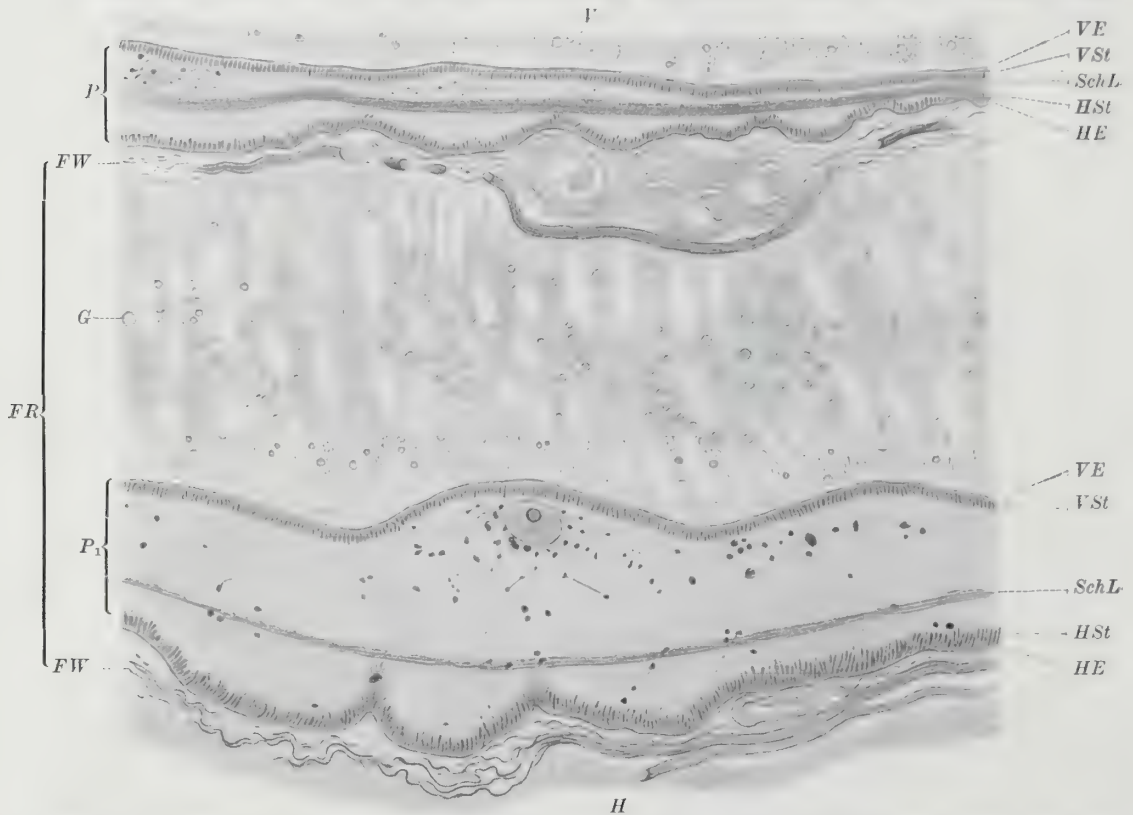


Abb. 311. Senkrecht zu den Plattenflächen ausgeführter Schnitt durch ein Stück des elektrischen Organs von *Malopterurus*. 2 Plattendurchschnitte (P und P_1) durch den dünneren bzw. dickeren Teil der Peripherie der Platten. V Kopfseite, H Schwanzseite. G Gallertgewebe. FW bindegewebige Fachwände. FR davon begrenzter Fachraum. VE Elektrolemm der vorderen, HE Elektrolemm der hinteren Fläche. VSt Stäbchen der Vorderseite. HSt Stäbchen der Hinterseite der Platte. $SchL$ Schrumpfungslinie innerhalb der Plattensubstanz. Starke Vergrößerung. (Nach E. BALLOWITZ.)

Hinterfläche der Platte sind mit Erhebungen und Vertiefungen versehen; der Stiel endet mit einer knopfartigen Anschwellung. Platte nebst Stiel (Elektroplax) sind von einer dünnen Hülle umgeben (auch hier von BALLOWITZ als Elektrolemm bezeichnet). Auch die *Malopterurus*-platte wird in der Hauptsache von einem feinfädigen, mit strukturlosem Inhalt erfüllten Netzgerüst gebildet, das sich aber nach dem Golgi-Verfahren nicht färbt. In dieser Substanz liegen zahlreiche Kerne, von denen plasmatische Fäden in die Umgebung ausstrahlen; gegen die hintere Plattenseite zu finden sich in Reihen angeordnete Körnchen. Die ganze Platte ist mit einem auf dem Elektrolemm stehenden Stäbchensaum umzogen; die Stäbchen erscheinen auf der Vorderseite und im zentralen Teil der Hinterseite mehr stiftartig, an der Peripherie der Hinterseite mehr fädchenartig. Am hinteren Stielende werden die Stäbchen spärlich und scheinen am Endknopf selbst zu fehlen.

Nachdem die in den Fachwänden verlaufenden *Nervenäste* sich mehrfach aufgeteilt haben, gelangt an jede Platte ein einzelner Endnerv [BILHARZ¹⁾]. Unter vielfachen Schlängelungen innerhalb seiner Hüllen begibt sich der markhaltige Achsenzylinder an den Endknopf des Trichterstiels, wo er einen mehr

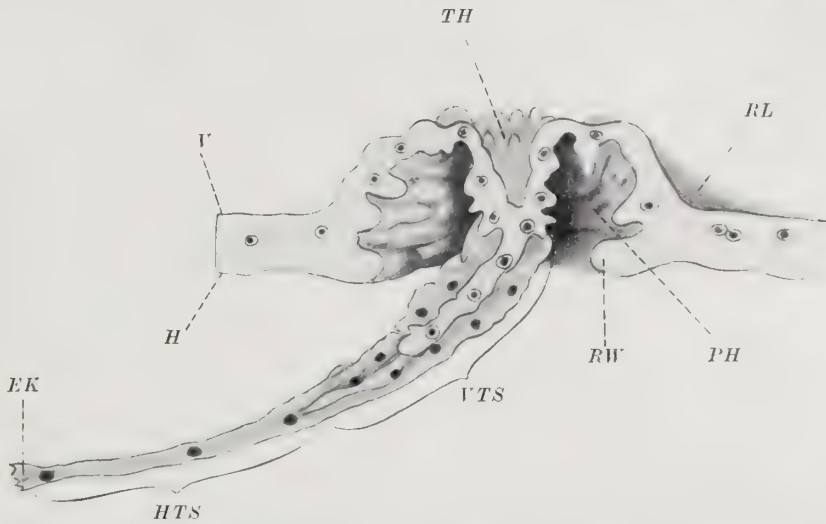


Abb. 312. Optischer Durchschnitt durch die Mitte des zentralen Trichterfeldes und durch den Trichterstiel einer isolierten *Malopterurusplatte*. V' vordere, H' hintere Seite der Platte. PH Plattenhöhle. RW Randwulst. TH Trichterhohlraum. VTS vorderer Teil des Trichterstiels. HTS hinterer Teil des Trichterstiels. EK Endknopf des Trichterstiels. RL Radiärleisten. (Nach E. BALLOWITZ.)

oder weniger dichtgewundenen Knäuel bildet (Abb. 313). Hier zerfällt die Nervenfasern in einige nackte Fäden, die in tröpfchen- oder plättchenartige Endigungen übergehen, die sich der Substanz des Trichterendknopfes dicht anlagern. Sonstige, etwa netzartige Ausbreitungen sind nicht nachweisbar. Durch Fortsetzung der Nervenüllen nebst ihren Zellen auf den Trichterstiel wird eine feste Verbindung zwischen Nerv und Platte hergestellt, indem die Bindegewebsfasern und -zellen sich über den Trichterstiel bis auf die Vorderfläche der Platte ziehen.

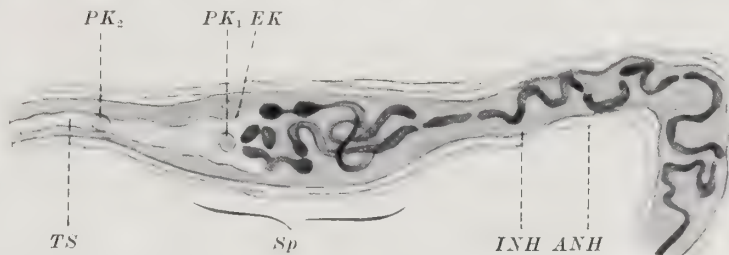


Abb. 313. Verlauf der Nervenfasern des el. Nerven von *Malopterurus* im letzten Abschnitt bis zur Aufknäuelung und plättchenförmigen Endigung am Endknopf des Trichterstiels. TS Trichterstiel. EK Endknopf. PK₁, PK₂ Kerne im Endknopf und Trichterstiel. Sp Spindelschwung. ANH, INH äußere und innere bindegewebige Nervenülle (Golgifärbung). (Nach E. BALLOWITZ.)

Jede Organhälfte wird von einem Nerven versorgt, der *nur einen einzigen Achsenzylinder* enthält, der keine außergewöhnlichen Dimensionen aufweist. Außer der Markscheide besitzt die Nervenfasern sehr zahlreiche bindegewebige Hüllen, die ihr eine Dicke von 1 mm und mehr verleihen. Der Nerv entspringt

¹⁾ BILHARZ, TH.: Das elektrische Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857.

aus einer riesigen, schon makroskopisch wahrnehmbaren Ganglienzelle, die im vorderen Teil des Rückenmarks unterhalb der Medulla oblongata liegt. Der mit einer dünnen Markscheide versehene Achsenzylinder tritt ventral in der Medianspalte aus dem Rückenmark aus, umgibt sich mit den beschriebenen Hüllen und geht durch das erste Intervertebralloch und zwischen dem geraden Bauch- und dem großen Seitenmuskel hindurch, um, von Art. und Vena electrica begleitet, längs der Innenfläche des Organs zu verlaufen. Hier teilt er sich in eine Reihe von Ästen, die unter weiterer Verzweigung in das Organ eindringen. Schließlich gehen aus der einen Faser außerordentlich viele [nach FRITSCH¹⁾ entsprechend der Plattenzahl 2 Millionen] Teiläste hervor, deren Gesamtquerschnitt den der Stammfaser nach FRITSCH um etwa das 350 000fache übertrifft. Über das Verhalten der Fibrillen bei diesem Vorgang ist Näheres nicht bekannt²⁾.

Auf Grund vergleichend-anatomischer Studien meint FRITSCH¹⁾, daß der elektrische Nerv ein zum Seitennervensystem gehöriger Vagusast sei, der ursprünglich sekretorische und sensorische Funktionen ausgeübt habe. Demgemäß leitet FRITSCH das Organ aus Drüsenzellen der Haut, und zwar den Kolbenzellen des Epithels, her, ohne allerdings einen hinreichenden Beweis erbringen zu können. Aus der quergestreiften Muskulatur des Stammes scheint das Organ tatsächlich nicht hervorgegangen zu sein. Aber auch das Hautmuskelsystem ist nach FRITSCH¹⁾ bei Malopterurus vollständig erhalten, so daß die frühere Annahme FRITSCHS³⁾, das Zitterwelsorgan stamme von Hautmuskelszellen ab, hinfällig wäre. IWANZOFF⁴⁾ erachtet jedoch im Anschluß an BABUCHIN die Möglichkeit der Entstehung aus verstreuten einzelnen Muskelfasern der tieferen Hautschichten nicht für widerlegt, und auch BALLOWITZ⁵⁾ möchte wegen der Übereinstimmung der Strukturen des Organs des Malopterurus und der übrigen elektrischen Fische zunächst an dem muskulären Ursprung festhalten. Er vermutet eine sehr frühzeitige Abtrennung der Elektroblasten von der Anlage der sonstigen Muskulatur und eine sekundäre Verlagerung des Organs ins Hautsystem. GARTEN⁶⁾ möchte aus noch zu besprechenden physiologischen Gründen eher der FRITSCHschen Vermutung beipflichten. Die merkwürdige Beschaffenheit des elektrischen Nerven wird durch keine der widersprechenden Hypothesen erklärt.

6. Astroscopus, Steatogenes.

Wegen seines eigenartigen Aufbaues sei noch das Organ des zu den Teleostiern gehörenden *Astroscopus*⁷⁾ näher beschrieben, den DAHLGREN unter einer Anzahl angeblich elektrische Schläge austeilender amerikanischer Seefische als einzigen Träger eines elektrischen Apparates ermittelte. DAHLGREN meint, daß dieses Tier infolge seiner aufwärtsgewendeten Maulspalte und des beschränkten Blickfeldes seiner nach oben gerichteten Augen einer Hilfe bedarf, die ihm das Erlangen der Nahrung sichert: nachdem er die Beute gesichtet und betäubt hat, fällt sie ihm gleichsam von oben ins Maul. Unterläßt man auch die Konstruktion derartiger Zusammenhänge, so bleibt doch eine ungewöhnliche *topographische Beziehung zwischen optischen und elektrischen Einrichtungen* bei *Astroscopus*.

¹⁾ FRITSCH, G.: Die elektrischen Fische. 1. Abt.: Malopterurus electricus. Leipzig 1887.

²⁾ Vgl. C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 294.

³⁾ FRITSCH, G., in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 389.

⁴⁾ IWANZOFF, N.: Der mikroskopische Bau der elektrischen Organe von Torpedo, S. 109. Moskau 1895.

⁵⁾ BALLOWITZ, E.: Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses, S. 68. Jena 1899.

⁶⁾ GARTEN, S.: in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 197.

⁷⁾ DAHLGREN, U. u. F. SILVESTER: Anat. Anzeig. Bd. 29, S. 387. 1906.

Jedes der beiden symmetrischen Organe liegt unmittelbar hinter dem nach vorn verlagerten Bulbus in der erweiterten Orbita. Das 3 cm lange, 2 cm breite und 2 cm hohe, unregelmäßig rechteckige Prisma erstreckt sich von der Kopfhaut bis zur Schleimhaut des Rachendachs, seitlich bis nahe an die Gaumenbogenmuskulatur; in der Mitte stoßen beide Hälften, durch ein dünnes Septum getrennt, aneinander. Das Organ ist außer von seinen eigenen Nerven und Gefäßen von Nerven, Gefäßen und Muskeln des Auges durchzogen. Makroskopisch erscheint jede Hälfte als eine Säule, die aus etwa 150—200 Schichten aufgebaut ist (die Angaben beziehen sich auf zwei, etwa 30 cm lange konservierte Exemplare). Mikroskopisch zeigt sich aber jede Schicht aus mehreren Platten zusammengesetzt; etwa vier größere zentralliegende Platten sind von etwa zehn kleineren kranzförmigen umgeben. Die Platten einer Schicht grenzen dicht aneinander und sind nicht durch membranöse Wände, sondern nur durch ein geleeartiges Bindegewebe voneinander geschieden; in derselben Weise ist jede Plattenlage von der nächsten nur durch eine Gefäße und Nerven führende schleimige Bindegewebsschicht getrennt¹⁾. Infolgedessen können die Platten mit flachen Falten, die sie um die sie versorgenden Gefäß- und Nervenstämme schlagen, in die benachbarte Plattenlage reichen.

Die einzelne, vom Elektrolemm umgebene, etwa 50 μ dicke *Elektroplax* besitzt einen unregelmäßigen, tief gelappten Rand; ihr größter Durchmesser beträgt bis zu 1 cm. Sie besteht aus drei horizontalen Schichten. Die obere Schicht ist ein dünnes Syncytium mit einer einfachen Lage regelmäßig verteilter Kerne, zwischen denen sich verzweigte Fäden verschiedener Dicke und Länge ausbreiten. Während DAHLGREN unentschieden ließ, ob die fädigen Gebilde mit den BALLOWITZschen Stäbchen anderer Elektroplaxen identisch seien, konnte HUGHES durch ihr Verhalten gegen verschiedene Reagenzien wahrscheinlich machen, daß es sich um eine muskelähnliche, allerdings nicht quergestreifte Substanz handelt, die einen Hinweis auf die Genese der Astroscopus-Elektroplax gibt. Die Nerven treten unter reichlicher Verzweigung an die Oberfläche der Elektroplax und enden nach Verlust der Markscheide *an der ganzen Oberfläche* — vermutlich in Endplatten, die anscheinend in keiner Beziehung zu den fadenartigen Bildungen der oberen Schicht stehen. Die schmale Mittelschicht besteht aus einem Netzwerk, das höchstens spärliche Kerne enthält. Die untere plasmatische kernreiche Schicht läuft in zahlreiche papillenartige Fortsätze aus, die durch mehr oder minder entwickelte seitliche Strahlen miteinander kommunizieren. Die Papillen zeigen eine feine, regelmäßige Streifung, die aus gruppenweise angeordneten, schwach gekrümmten parallelen Linien besteht, die DAHLGREN für optische Querschnitte von napfförmigen Scheiben hält. Ausnahmsweise reicht die Streifung an einzelnen Stellen bis in die obere Schicht der Elektroplax. Der elektrische Nerv tritt aus dem Hirn zwischen dem Lobus opticus und den Lobi inferiores aus und verläuft anfangs gemeinsam mit der zu den Augenmuskeln ziehenden Oculomotoriusportion; sein Kerngebiet ist nicht bekannt.

Schließlich fand LOWREY²⁾ vor einigen Jahren bei einer Gymnotusart, *Steatogenes elegans* (STEINDACHNER), die typischen mikroskopischen Charaktere eines elektrischen Organs in dem 9 mm langen, 5 mm breiten „Faden“, der sich jederseits vom hinteren Rand des Unterkieferbogens in einer Hautrinne zum Ansatz der Brustflosse zieht (sog. Submental filaments). Er enthält eine einzelne, in der Längsrichtung verlaufende, durch einen Nerven versorgte Säule, über deren Funktion anscheinend keine Befunde vorliegen.

¹⁾ HUGHES, JUN., J. C.: Journ. of morphol. Bd. 26, S. 97. 1915.

²⁾ LOWREY, A.: Journ. of morphol. Bd. 24, S. 685. 1913.

Das elektrische Organ nimmt bei dem durchschnittlich 12.5 cm langen Steatogenes und bei den schwach elektrischen Fischen im allgemeinen nur einen kleinen Teil des Körpers ein. Bei den stark elektrischen Fischen dagegen verschiebt sich das *Verhältnis von Organ zu Körpergewicht* zugunsten des ersteren. Nach einer Zusammenstellung von DU BOIS-REYMOND¹⁾ beträgt der Quotient bei *Torpedo ocellata* 1:3,96, bei *Malopterurus* 1:3.55, bei *Torpedo marmorata* 1:3,46, bei *Gymnotus electricus* 1:2,66, ist also bei dem stärksten elektrischen Fisch am größten.

III. Physiologie.

1. Allgemeine Charakteristik des Fischschlages.

Frühere Beobachter haben die durch die Entladungen hervorgerufenen Empfindungen eingehend beschrieben²⁾ und aus dem Vergleich mit den Sensationen, die bei der Einwirkung verschiedenartiger künstlicher Stromquellen vom Menschen wahrgenommen werden, auf den Verlauf der Entladungen der einzelnen Zitterfischarten geschlossen. Da gegenwärtig die elektrischen Äußerungen der wichtigsten Vertreter dieser Gruppe kurvenmäßig registriert vorliegen, darf man auf die Ausdeutung subjektiver Phänomene verzichten³⁾.

Untersuchungen mit dem Rheotomverfahren, mit dem Capillarelektrometer, dem Saitenelektrometer und -galvanometer und mit dem Oszillographen haben übereinstimmend das theoretisch bedeutungsvolle Ergebnis gefördert, daß die vom unversehrten Fisch wie vom isolierten Nerv-Organpräparat produzierten *Potentialschwankungen stets monophasisch* sind (vgl. die folgenden Abbildungen). Da nach dem HERMANNSchen Schema der diphassische Aktionsstrom bei Muskel und Nerv durch das Fortschreiten der Erregungswelle von der einen zu der anderen Ableitungselektrode bedingt ist, so zeigt das Fehlen der zweiten entgegengesetzten Phase, daß eine Erregungsleitung durch das elektrische Organ nicht stattfindet. Jede Platte funktioniert also als selbständiges System, das der strukturellen Grundlage für die Weitergabe der Erregungswelle zum benachbarten System ermangelt. Die Entladungskurve ist daher wahrscheinlich der typische Ausdruck eines lokalen Erregungsvorganges (sofern alle beteiligten Platten gleichzeitig in Tätigkeit geraten), dessen Kenntnis in dieser Reinheit bei Muskel und Nerv nicht zu erhalten ist⁴⁾. Die Analyse des Entladungsverlaufs besitzt folglich einen allgemeinen Wert.

Wird das elektrische Organ beim unversehrten Tier in Tätigkeit versetzt, so antwortet es für gewöhnlich mit einer Reihe von Stromschwankungen. Die einzelnen Stromschwankungen werden als *Einzelschläge* oder Entladungen bezeichnet; häufig treten mehrere Einzelschläge zu *Gruppen* (Perioden erster Ordnung nach GARTEN; Glieder nach GOTCH und BURCH) zusammen. Mehr oder weniger zahlreiche derartige Gruppen, die DU BOIS-REYMOND im Anschluß an MAREY noch für elementare Vorgänge hielt und Teilentladungen nannte, bilden eine Gesamtentladung (Perioden zweiter Ordnung nach GARTEN).

2. Schlagverlauf, Latenz, periphere Periodik, Erregbarkeit.

Heute wird der *Einzelschlag* als *Grundbestandteil* des Zitterfischschlages betrachtet. Er zeigt eine weitgehende Ähnlichkeit mit einem monophasischen

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E., in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 18f.

²⁾ Vgl. die Zusammenstellung von BIEDERMANN: Elektrophysiologie, S. 790ff.

³⁾ Der Rahmen dieses Berichtes schließt auch das Eingehen auf die Biologie der besprochenen Tiere aus. Einige diesbezügliche Angaben finden sich besonders bei DU BOIS-REYMOND: C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal.

⁴⁾ GOTCH, J. u. G. I. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London, Bd. 65, S. 434. 1899.

Aktionsstrom des Muskels oder Nerven; auf einen raschen Anstieg folgt ein langsamerer Abfall zur Abszisse. Die Kurve hebt sich anfangs konkav von der Abszisse ab, steigt dann auf längere Strecken geradlinig weiter, wird kurz vor Erreichen des Gipfels konvex zur Abszisse und sinkt zunächst konvex, später konkav ab, um sich der Abszisse asymptotisch zu nähern¹⁾.

Auch die zeitlichen Verhältnisse entsprechen denen der gewöhnlichen Aktionsströme. So schwankt nach EILENFELDT²⁾ die Dauer des Einzelschlages von

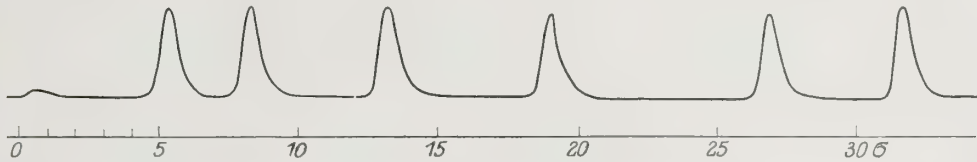


Abb. 314. Reflexschlag eines etwa 50 cm langen *Gymnotus electricus* bei 23° C (nach einer bisher unveröffentlichten Oszillographenkurve von EILENFELDT, Inaug.-Dissert. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1914). Meßschleife mit 11000 ungedämpften Doppelschwingungen pro Sekunde, Papiergeschwindigkeit 537,5 cm/sec, d. h. 1 mm = 0,19 Tausendstel Sekunde. Ordinate: 1 mm = 20,28 Volt.

Gymnotus electricus zwischen 2,28 und 3,42 σ , wovon 0,47 bis 0,95 σ auf den ansteigenden, 1,71 bis 2,57 σ auf den absteigenden Kurvenast entfallen (Abb. 314). Je höher die elektromotorische Kraft ist, um so geschwinder scheint der Anstieg der Kurve zu erfolgen. Auf einer Saitenelektrometerkurve CREMERS³⁾, die eine Reflexentladung von *Malopterurus* wiedergibt, beträgt die Anstiegszeit des Einzelschlages bei Zimmertemperatur höchstens 0,00145 sec, die ganze Dauer etwa 0,0028 sec. REMMLER⁴⁾ (wie EILENFELDT unter CREMER) fand für die Dauer des Einzelschlages von *Malopterurus* bei 15° C 2,8 σ , bei 19° C 2,4 σ , unter dem Einfluß von *Ermüdung* ca. 3,5 σ (Abb. 315). Eine erhebliche Verlängerung wird auch durch *Abkühlung* bewirkt: bei 5° C dauerte der Einzelschlag eines indirekt mit einem maximalen Induktionsschlag gereizten Organpräparates von *Malopterurus* 0,0390 sec, der Anstieg 0,0070 und der Abfall 0,0160 sec; dabei wird die Dekreszente verhältnismäßig stärker gedehnt als die Kreszente⁵⁾. Bei Temperaturen über 25° C wird der Kurvenablauf wesentlich verkürzt, so daß die Periodendauer für die ersten Schläge einer reflektorischen Entladungsreihe von *Malopterurus* auf 0,0011 sec sinken kann [KOIKE⁶⁾]. Nach

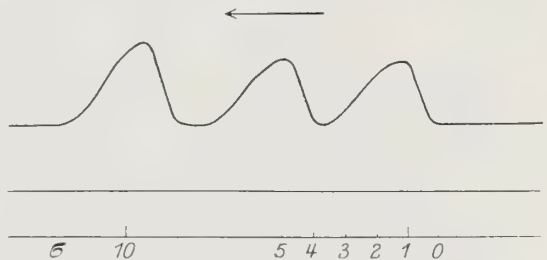


Abb. 315. Reflexschlag von *Malopterurus electricus* bei 15° C (Länge des Fisches unter 20 cm) nach einer unveröffentlichten Oszillographenaufnahme von REMMLER (Inaug.-Dissert. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1913). Eichung (untere Linie): 220 Volt; maximale elektromotorische Kraft des Schlages 281 Volt. Papiergeschwindigkeit 537,5 cm/sec. Meßschleife: 11000 ungedämpfte Doppelschwingungen pro Sekunde.

¹⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

²⁾ EILENFELDT, W.: Über den Reflexschlag von *Gymnotus electricus* usw. Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1914. Cremers Beitr. zur Physiol. Bd. 3, S. 195. 1926.

³⁾ Zitiert nach S. GARTEN: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 199f.

⁴⁾ REMMLER, W.: Untersuchungen über die Abhängigkeit der nach außen ableitbaren maximalen elektromotorischen Kraft des *Malopterurus electricus* von der Temperatur usw. Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1913.

⁵⁾ GOTCH, F. u. C. I. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London Bd. 65, S. 434. 1899.

⁶⁾ KOIKE, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 54, S. 431. 1910.

Aufnahmen (CREMERS¹) beträgt bei Reflexschlägen von *Torpedo* die Dauer des Anstiegs der Einzelschwankung etwa 2, des Abfalls etwa 3 σ (Abb. 316). Bei indirekter Reizung des isolierten Torpedoorghans mit absteigendem Stromstoß

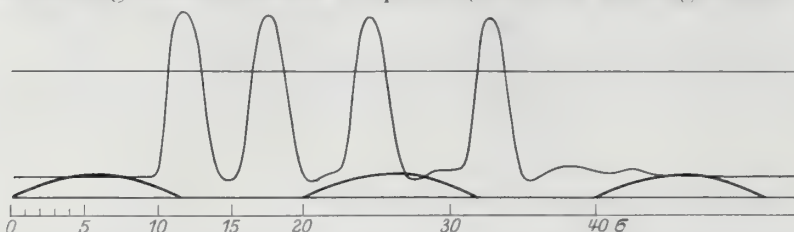


Abb. 316. Reflexschlag einer mittelgroßen *Torpedo ocellata*. Saitenelektrometernaufnahme von M. CREMER (bisher unveröffentlicht). Registriertempo 3,48 m/sec (Stimmgabel: 50 ganze Schwingungen pro Sekunde).

von 0,001 sec Dauer und möglichst langer intrapolarer Reizstrecke fand SCHÖNLEIN eine Anstiegszeit von 0,002 bis 0,003 sec und eine Einzelschlagdauer von durchschnittlich 0,006 sec [SCHÖNLEIN²] benutzte das Rheotomverfahren, das aus später zu erörternden Gründen zur Bestimmung der Schlagdauer nicht geeignet ist; er vernachlässigt daher auch das asymptotische Ende bei der

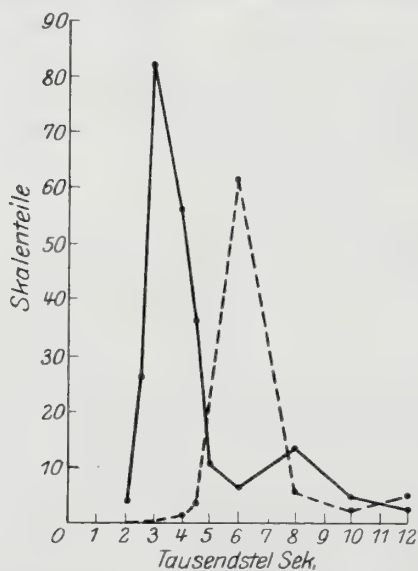


Abb. 317. Reizung des Nerven. — Schlagverlauf bei absteigender Richtung des Reizstromes. - - - - - Schlagverlauf bei aufsteigender Richtung des Reizstromes.

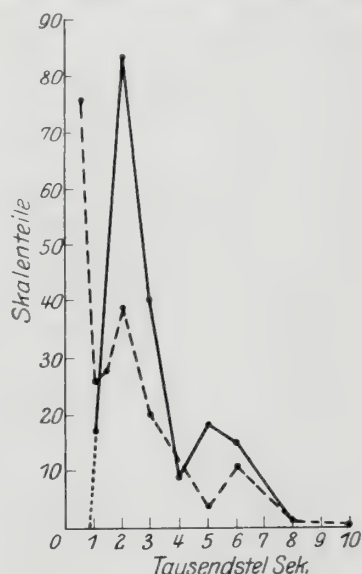


Abb. 318. Direkte Reizung des Organs. — Schlagverlauf bei homodromer Richtung des Reizstromes. - - - - - Schlagverlauf bei heterodromer Richtung des Reizstromes.

Abb. 317 und 318. Schlagverlauf des isolierten Organs von *Torpedo ocellata* (Rheotomkurve). Beide Abbildungen nach S. GARTEN.

Berechnung der Werte, die aber eher zu hoch als zu niedrig sind]. Ähnliche Zahlen für die Anstiegsdauer erhielt auch GARTEN³) unter denselben Versuchsbedingungen (kühle bis mittlere Zimmertemperatur) (Abb. 317 und 318). Bei

¹) Nach S. GARTEN: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 179, und andere unveröffentlichte Aufnahmen CREMERS.

²) SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

³) GARTEN, S.: Beiträge zur Physiologie der elektrischen Organe der Zitterrochen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 25, S. 253. 1899.

indirekter Reizung eines isolierten Organteils des japanischen Zitterrochens berechnet sich die Anstiegsdauer aus den Angaben FUJIS¹⁾ für 8° C auf 0,0023 bis 0,0033 sec (Abb. 319). Die Mitteilungen von BURDON SANDERSON und GOTCH²⁾ über die gewöhnlichen Rochenarten erlauben nur Schlüsse auf die Dauer einer ganzen Schlaggruppe; und auch alle übrigen früheren Zeitangaben, die wesentlich größer sind als die vorgenannten Zahlen, dürften sich auf multiple Stromschwankungen beziehen, soweit es sich nicht um eine geringe, ziemlich lange anhaltende, dem Schlag gleichgerichtete Nachwirkung handelt, wie sie ausgiebigen Entladungen zu folgen pflegt [GOTCH³⁾].

Zwischen einer Reizung und dem Beginn der Entladung liegt eine *Latenzzeit*, die etwa gleichlang ist bei indirekter Reizung (nach Abzug der Nervenleitungszeit) und bei sog. direkter Reizung des Präparats. Sowohl bei direkter wie bei indirekter Reizung ist die Latenzzeit von der *Stromrichtung* abhängig. So ist nach GOTCH und BURCH bei direkter Reizung des Malopterurusorgans mit einem heterodromen (d. h. der Entladungsrichtung entgegengesetzten) Induktionsschlag die Latenz wesentlich länger als bei ebensolcher homodromer Reizung (Ausdruck der polaren Erregbarkeit?). SCHÖNLEIN⁴⁾ beobachtete bei indirekter Reizung des Torpedoorgans mit kurzen Stromstößen absteigender Richtung eine Verzögerung der Entladung im Vergleich zu der Latenz bei Reizung mit aufsteigenden Strömen.

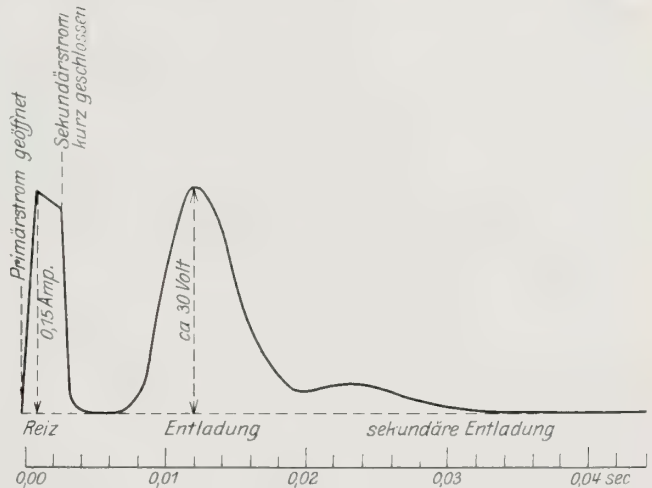


Abb. 319. Direkte Reizung des elektrischen Organs von *Astrape japonica* (Oszillographenkurve). (Nach K. FUJI.)

FUJI⁵⁾ bemerkte außerdem eine Verspätung der Entladung bei indirekter Reizung durch Öffnen eines absteigenden Stroms. Vermutlich beruhen diese Latenzunterschiede auf anodischer Hemmung bzw. Kathodenblock. Diese Einwirkungen auf den elektrischen Nerven führen bei geringer intrapolarer Distanz der Reizelektroden auch zu Veränderungen der Schlagkurve, deren Anstieg verlangsamt und verkleinert, gelegentlich auch durch einen Vorgipfel modifiziert wird [SCHÖNLEIN⁶⁾]. Bei großem intrapolaren Abstand der Reizelektroden verschwindet der unterschiedliche Einfluß der Stromrichtung auf den Schlagverlauf (wenigstens für kurze Stromstöße⁷⁾). Bei direkter Reizung des Malopterurusorgans mit Induktionsschlag soll die Stromrichtung für den Verlauf der Entladungskurve ohne Bedeutung sein [GOTCH und BURCH⁸⁾], doch scheint bei Torpedo die heterodrome Richtung bevorzugt [GARTEN⁹⁾] (Abb. 318).

¹⁾ FUJI, K.: Journ. of the Coll. of sc., imp. univ. Tokyo Bd. 37, S. 1. 1914.

²⁾ BURDON SANDERSON, J. u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 9, S. 137. 1888 u. Bd. 10, S. 257. 1889.

³⁾ GOTCH, F.: Philos. Transact. (B), Bd. 178, S. 487. 1887.

⁴⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

⁵⁾ FUJI, K.: Journ. of the Coll. of sc., imp. univ. Tokyo, Bd. 37, S. 1. 1914.

⁶⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

⁷⁾ Über den Einfluß der Elektrodendistanz bei der Reizung vgl. z. B. LAPICQUE, L.: Biochem. Zeitschr. Bd. 156, S. 80. 1925. (Cremer-Festschrift.)

⁸⁾ GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Philos. Transact. (B), Bd. 187, S. 347. 1896.

⁹⁾ GARTEN, S.: Abh. d. math.-phys. Kl. d. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 25, S. 253. 1899.

Unter Ausschluß der geschilderten Störungen beträgt die Latenz bei indirekter Reizung am Malopterurusorgan bei 30°C 0,0035 sec. bei 5°C 0,0170 bis 0,0180 sec. bei direkter Reizung bei mittlerer Temperatur 0,0035–0,004 sec [GOTCH und BURCH⁷]. Am Torpedoorgan beginnt die Entladung bei Zimmertemperatur 0,003–0,004 sec nach der Nervenreizung, 0,003–0,006 sec nach direkter Reizung [SCHÖNLEIN¹]; nach einigen Kurven GARTENS²) ist die indirekte Latenz 0,0015–0,002, die direkte kaum 0,001 sec.

Nach BUYTENDIJK³) beträgt die indirekte Latenz des Torpedoorgans bei 20°C etwa 0,005 sec und steigt bei allmählicher Senkung der Temperatur auf 5°C bis gegen 0,022 sec unter gleichzeitiger außerordentlicher Verringerung der Schlagspannung; bei Wiedererwärmen hebt sich letztere kaum, während sich die Latenz dem Ausgangswert erheblich nähert. Wird das Organ von mittleren Temperaturen auf 30°C erwärmt, so sinkt die Latenz auf ca. 0,0035 sec

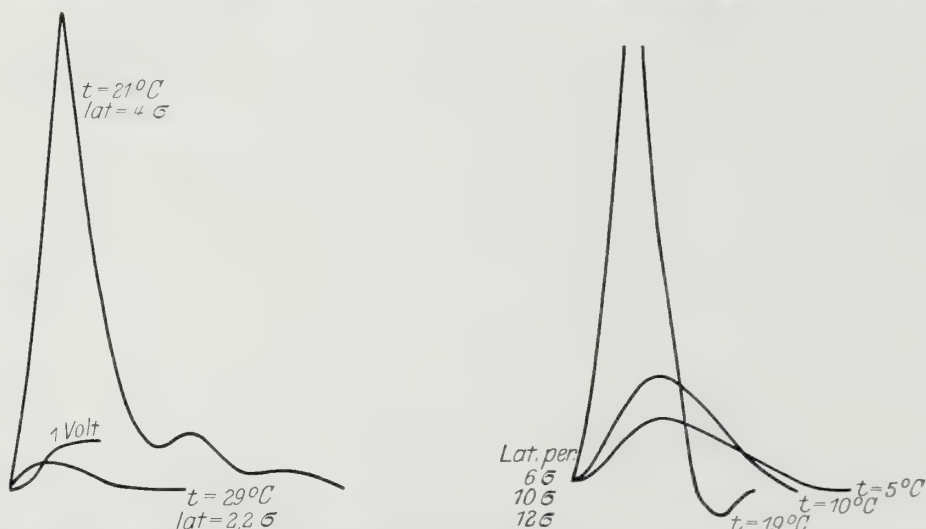


Abb. 320 u. 321. Elektromotorische Kraft und Latenz des *Torpedoschlages* (isoliertes Organ, vom Nerven gereizt) bei verschiedenen Temperaturen. (Nach BUYTENDIJK.)

bei Absturz der Schlagspannung auf den hundertsten Teil. Zwischen 20 und $7,5^{\circ}\text{C}$ ist der Temperaturkoeffizient der Latenz für 10°C etwa gleich 2 (Abb. 320 und 321). Direkte Reizung des Gymnotusorgans ergab eine Latenz von 0,0035 sec [SACHS⁴].

Alle diese Angaben beziehen sich auf die Erfolge maximaler Reizung oder, soweit es sich um reflektorische Entladungen handelt, auf den Verlauf möglichst kräftiger Schläge. Den *Einfluß untermaximaler Reize auf Latenz und Form der Kurve* hat erst in neuerer Zeit FUJI⁵) eingehend verfolgt, und zwar im Rahmen einer speziellen Analyse des Zitterrochen-schlages nach den allgemeinen Fragestellungen und Methoden der neuzeitlichen Nerv-Muskelpophysik.

Bei der Auswertung seiner Ergebnisse macht FUJI die Voraussetzung, daß bei indirekter Reizung infolge der verschiedenen Länge der einzelnen Nervenwege nicht alle Platten gleichzeitig in Tätigkeit versetzt werden und daß, da der

¹) GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London. Bd. 65. S. 434. 1899. (Vgl. auch S. 899 Fußnote 8.)

²) SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 408. 1896 und Bd. 31, S. 449. 1895.

³) BUYTENDIJK, F. J. J.: Verslag van de gewone vergaderingen der wis- en natuurkundige afdeeling (K. Ak. van wetsch. te Amsterdam), Bd. 31, S. 157. 1922.

⁴) SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 231 ff.

⁵) FUJI, K.: Journ. of the Coll. of sc., imp. univ. Tokyo, Bd. 37, S. 1. 1914.

Entladungsschlag ein integraler Effekt der gemeinsamen Entladung der Platten ist, infolgedessen eine definierte Latenzzeit nicht besteht. Aber auch bei sog. direkter Reizung, die tatsächlich wohl die Nervenendigungen trifft, wie noch dargelegt werden wird, erscheint es zweifelhaft, ob allen erregten Elementen die gleiche Latenz zukommt. Da schließlich die Unempfindlichkeit des Registrierinstruments bei schwacher Entladung eine verspätete Abhebung der Kurve bewirkt, also eine Verlängerung der Latenz vortäuschen kann, benutzt FUJI zur Messung das Intervall vom Reizmoment bis zur Akme der Potentialschwankung, das er *modale Latenzperiode* nennt. Diese modale Latenz ist an sich von der Entladungsgröße unabhängig und bei verschieden starker Reizung annähernd konstant; eine Änderung des Wertes der modalen Latenz zeigt stets einen Wechsel des funktionellen Zustandes an. Ihre Verlängerung ist der Ausdruck einer Schädigung oder Ermüdung, daher stets mit einer Abnahme der Entladungshöhe verbunden.

FUJI nimmt nun an, daß die Entladung jeder einzelnen Platte momentan abläuft, nachdem ihre Latenz verstrichen ist, daß aber die Latenzperioden der einzelnen Platten nicht gleich sind, sondern um einen häufigst vorhandenen Mittelwert schwanken, so daß man die Entladungskurve als eine GAUSSsche Wahrscheinlichkeitskurve betrachten kann. Allerdings ist sie im Gegensatz zu dieser nicht ganz symmetrisch zur Maximumordinate, sondern nach dem absteigenden Ast hin verschoben. Da die Entladung der einzelnen Platte frühestens im Reizmoment beginnen kann, so herrscht nach dieser Richtung der Abszisse keine Freiheit, wohl aber nach der Seite des Kurvenabfalls. Unter der Annahme, daß die Verzögerung des Abfalls proportional dem sukzessiven Einsetzen der Entladungen der Einzelplatten erfolgt, läßt sich die GAUSSsche Gleichung auf einen Ausdruck bringen, der die Konstruktion einer Kurve ermöglicht, die sich dem experimentell ermittelten Verlauf weitgehend anschmiegt. Durch graphische Differenzierung beobachteter Kurven wird dieselbe Formel erhalten, die sich durch geeignete Hilfsannahmen auch besonderen Bedingungen anpassen läßt.

Eine Abweichung der berechneten von der beobachteten Kurve kommt dadurch zustande, daß sich an den ersten Schlag des isolierten Organs häufig spontan eine sog. *sekundäre*, zuweilen auch eine tertiäre usw. *Entladung* anschließt (Abb. 319 und 322 a, b, c). Diese mehrfachen Wellen, deren Größe der Reihe nach abnimmt, beruhen nach der Anschauung von GOTCH¹⁾ auf einer *Selbsterregung* des Organs durch seinen eigenen Schlag, da er gefunden hatte, daß ein indirekt erregtes Organstück von Torpedo ein daneben gelegenes, durch das die Entladung hindurchgeht, zum Schlagen bringt. Insbesondere ist der elektrische Nerv für den Aktionsstrom des Organs empfänglich²⁾. Ein derartiger Zirkel würde eine rasche, peripher bedingte Periodik unterhalten, die nach GOTCH und BURCH³⁾ einen positiven Temperaturkoeffizienten besitzt (Abb. 322 b und c); bei Raja werden benachbarte Organteile nicht miterregt, da der Schlag zu schwach ist (BURDON SANDERSON und GOTCH). Vielleicht handelt es sich aber um eine ähnliche, *vorgebildete Erregungsrhythmik*, wie sie GARTEN am Nerven und Muskel von Warm- und Kaltblütern durch Reizung mit dem konstanten Strom wachrufen konnte. Bei indirekter Reizung des Torpedoorgans mit einem starken konstanten Strom konnte er nämlich ebenfalls langanhaltende oszillatorische Entladungen erhalten, deren Frequenz

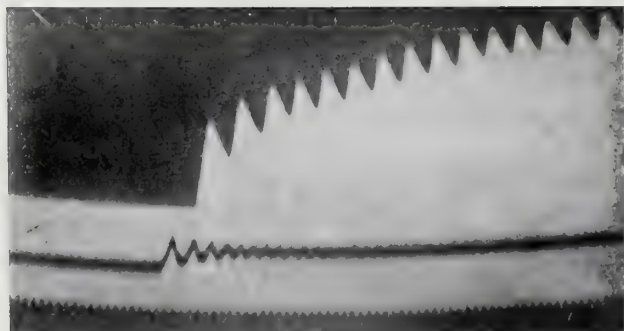
¹⁾ GOTCH, F.: Philos. Transact. (B), Bd. 179, S. 329. 1888.

²⁾ Ist der Nerv dicht am Organ abgeschnitten, so erfolgt auf „direkte“ Reizung bei hinreichend niedriger Temperatur nur eine schwache sekundäre Entladung (FUJI, BUYTENDIJK).

³⁾ GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Philos. Transact. (B), Bd. 187, S. 347. 1896.

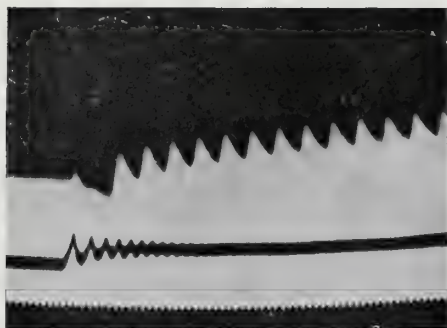
allerdings nur etwa halb so groß war wie die von Reflexschlagserien bei gleicher Temperatur. GARTEN meint jedoch, daß diese Verlangsamung nur auf einer Schädigung der isolierten Organe in seinen Versuchen beruhe und daß bei frischen Präparaten wahrscheinlich eine Übereinstimmung der peripheren mit der reflektorischen Periodik bestehe¹⁾. Nach FUJI besteht die spontane Entladung der unversehrten Astrape aus drei Einzelschlägen, wie sie bei der indirekten Reizung des isolierten Organs häufig erhalten werden. Auf den Anteil der zentralen Innervationen an diesen Vorgängen wird noch einzugehen sein.

Ein ähnliches Bild erhielt FUJI, wenn er das Organ direkt mit *Stromstößen* reizte, deren Dauer die Dauer der absoluten Refraktärphase überschritt; es erscheint dann im absteigenden Schenkel eine weitere Potentialschwankung,

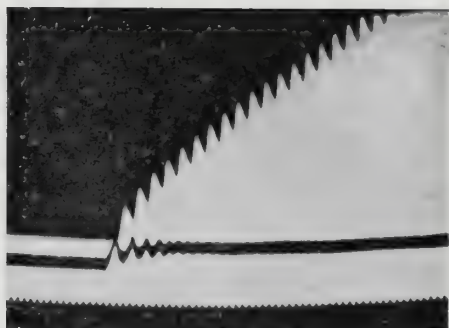


a

Abb. 322a—c. Verhalten des isolierten elektrischen Organs von *Malopterurus* bei Einzelreiz. a) Nervenreizung mit einzelner Öffnungsinduktionsschlag; peripherer Rhythmus. b) und c) Direkte Reizung mit einem heterodromen Induktionsschlag bei 15 (b) und 25° C (c). (Capillarelektrometerkurven von F. GOTCH und G. J. BURCH.)



b



c

d. h. ein zweiter Aktionsstrom, der beim Vergehen des Reizstromes erregt wird und mit der Reizdauer, entsprechend der inzwischen fortgeschrittenen Erholung, an Größe zunimmt. Die Höhe der ersten Entladungszacke wächst ebenfalls mit Verlängerung der Reizdauer und nähert sich einem konstanten Maximum (Abb. 323). Jenseits einer gewissen Dauer wird also die Erregung durch Verlängerung des Reizes nicht mehr vergrößert, man muß daher auch beim elektrischen Organ eine bestimmte *Nutzzeit* annehmen. Andererseits nimmt die Entladungshöhe nicht ab, wenn die Öffnung des Reizstromes so spät erfolgt, daß die Stromschwankung beim Vergehen des Reizstromes einen die Entladungshöhe vermehrenden Reizeffekt nicht mehr ausüben kann. Bei maximalen Zeitreizen ist also lediglich die Dauer, nicht aber die Öffnung des Reizstromes maßgebend für die Entladungshöhe, die nach FUJIs Ausführungen der Erregungsgröße annähernd entspricht.

¹⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 181f.

Wird die Reizstärke stufenweise vermehrt, so steigt (wenn man die Reizhöhe als Abszisse, die Schlaghöhe als Ordinate zeichnet) die Entladungshöhe bei direkter Reizung langsam, fast geradlinig von Null an und strebt dann, mehr oder minder scharf umbiegend, mit leichter Konkavität zur Abszisse steil aufwärts; bei indirekter Reizung ergibt sich eine S-förmige Kurve, wie sie WALLER in analoger Weise für die negative Schwankung des Nerven beobachtete [Abb. 324]¹⁾. Der elektrische Nerv von *Torpedo marmorata* hat eine Nutzzeit von etwa 5σ , die *Chronaxie* beläuft sich, sowohl bei indirekter als auch bei direkter Reizung, auf $0,5\sigma$ [Zimmertemperatur²⁾].

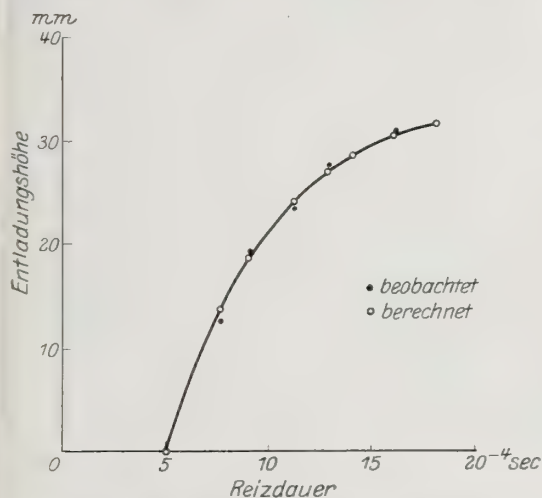


Abb. 323. Beziehung von Reizdauer und Entladungshöhe bei direkter Reizung des isolierten Organs von *Astrape japonica* auf Grund von Oszillographenaufnahmen. (Nach K. FUJII.)

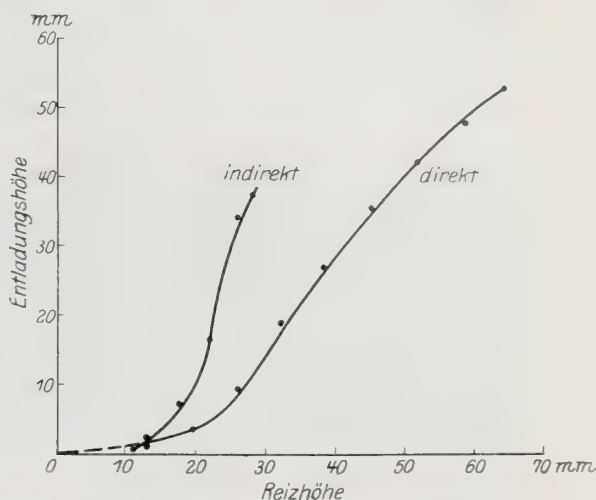


Abb. 324. Beziehung zwischen Reizstärke und Entladungshöhe bei direkter und indirekter Reizung des isolierten Organs von *Astrape japonica*. Nach Oszillographenaufnahmen (26 mm Ordinate = 0,1 Amp.). (Nach K. FUJII.)

3. Refraktärperiode, supernormale Phase, Summation.

Die absolute Refraktärphase beträgt bei indirekter Reizung für das Organ des japanischen Zitterrochens bei etwa 14°C 3,2—4,6 Tausendstel sek. Wird das Intervall zwischen zwei aufeinanderfolgenden maximalen Momentanreizen über diese Zeit hinaus verlängert, so erscheint eine zweite Entladung, und zwar um so später nach dem zweiten Reiz, je früher dieser dem ersten folgt. Die modale Latenz der zweiten Entladung ist also verlängert; mit Vergrößerung des Reizintervalls nimmt die modale Latenz der zweiten Entladung wieder ab, zunächst rasch, dann langsam, um bei einer Reizpause von reichlich $\frac{1}{100}$ (ca. $\frac{12}{1000}$) sec die modale Latenzzeit der ersten Entladung zu erlangen. Diese Zeit nennt FUJII *Erholungsperiode*. Die graphische Darstellung des Verhältnisses der beiden modalen Latenzzeiten (minus 1) führt auf eine mit dem Wachsen des Reizintervalls exponentiell absinkende Kurve, die zeigt, daß 1,7—1,85 Tausendstel sec nach dem Ende der absoluten Refraktärphase bei etwa 14°C die Erholung bis zur Hälfte vorgerückt ist (Abb. 325, Kurve 1). Die von LUCAS am Nervmuskelpräparat des Frosches erhobenen Befunde lassen dieselbe Gesetzmäßigkeit erkennen. — Die zunächst geringen Höhen der zweiten Entladung nehmen mit Ver-

¹⁾ Dieselben Verhältnisse zeigen die monophasischen Aktionsströme des N. ischiad. von *R. temporaria* bei Reizung mit einzelnen Oe-Induktionsschlägen wachsender Stärke. (H. ROSENBERG. Unveröffentlichte Versuche mit Verstärker und Oszillograph.)

²⁾ CHAUCHARD, A., M. u. Mme.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 181, S. 143. 1925.

größerung des Reizintervalls rasch zu und gehen bei einem Intervall von 9 bis 10 Tausendstel sec durch ein Maximum, auf dem sie die Höhe der ersten Entladung übertreffen können; danach sinken sie etwas unter diese Höhe ab (Abb. 325, Kurve 2). Dieses Maximum koinzidiert zeitlich mit dem Höhepunkt der sekundären Entladung, die, wie erwähnt, der durch Einzelreiz erzeugten ersten Entladung zu folgen pflegt; es entsteht daher nach FUJI durch Superposition der sekundären und der zweiten Entladung. FUJI betrachtet also die *supernormale Phase* — um diese handelt es sich offenbar — nicht wie LUCAS und ADRIAN als Ergebnis einer „Bahnung“ der Zwischensubstanz (junctional tissue) durch die erste Erregungswelle; vielmehr sieht er in letzterer lediglich einen additional

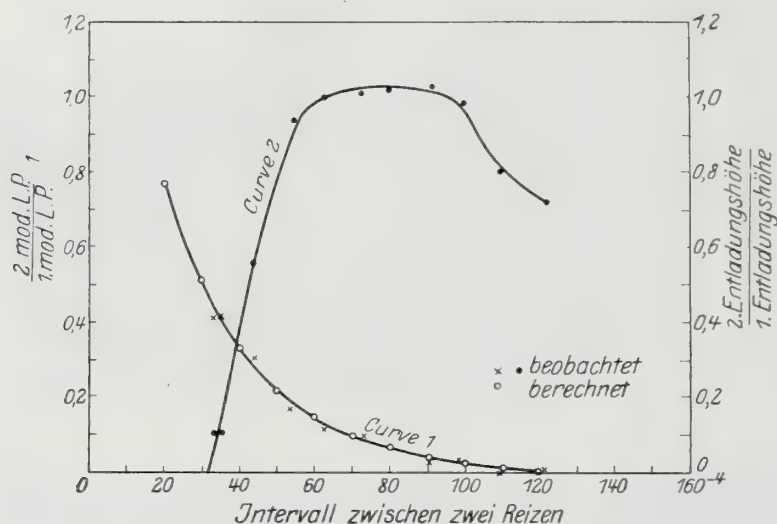


Abb. 325. Indirekte Reizung des *Astrapeorgans* mit 2 sukzessiven absteigenden Induktionsschlägen (Elektrodenabstand 3 mm; T. 14,5° C). Kurve 1: Verzögerung der zweiten Entladung im Verhältnis zur ersten Entladung; Kurve 2: Verhältnis der zweiten zur ersten Entladungshöhe. (Nach K. FUJI.)

wirkenden „direkten“ Reiz. Wären nun die Erregungen wirklich maximal, so fehlten die Bedingungen für eine Superposition. FUJI schließt daher, daß auch bei maximaler Nervenreizung nicht alle Platten erregt werden — sei es wegen übergroßen Dekrements mancher Nervenendigungen, sei es wegen mangelhafter Reizung einzelner Nervenfasern —, daß aber diese Platten durch die erste Entladung miterregt werden.

Vor Beendigung der Refraktärphase ist ein Zeitabschnitt vorhanden, während dessen der elektrische Nerv Reize zu summieren vermag. In diesem Intervall passend aufeinanderfolgende submaximale Reize bewirken eine zweite Entladung oder durch Verschmelzung mit der ersten eine Zunahme der Entladungshöhe. Mit kurzen Stromstößen lassen sich innerhalb des *Summationsintervalls* verschiedenartige Kurvenzüge hervorbringen, je nach dem Überwiegen der Schließungs- oder der Öffnungserregung; da aber bei bestimmten Reizstärken die verschiedenen superponierten Kurven den gleichen Flächeninhalt besitzen, folgert FUJI auch für den elektrischen Nerven die *Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes*.

4. Reflexentladung, Temperatureinfluß.

Ist schon das isolierte Organ imstande, dem einzelnen Reiz mit einer Reihe von Erregungen zu beantworten, so ist die *periodische* Entladung die gewöhnliche Form der elektrischen Äußerung des unversehrten Fisches. Zwar entlädt sich die im Behälter umherschwimmende Torpedo spontan mitunter nur mit einem Schlage, so daß Einzelinnervationen möglich erscheinen (SCHÖNLEIN hält sie für willkürlich), oft treten aber 2—5 solcher Einzelschläge in Gruppen von wechselnden Abständen zusammen, und häufig beobachtet man spontane

Reihen bis zu etwa 100 Schlägen mit einem Intervall bis nahezu 1_{200} sec abwärts, d. h. fast 200 Schläge pro Sekunde¹⁾. Ebenso erfolgt die reflektorische Entladung wohl stets in Serien. Nach den noch unveröffentlichten Aufnahmen CREMERS²⁾ reagiert Torpedo auf Hautreiz mit Entladungen, die aus Gruppen von meist 4–10 einzelnen Schlägen bestehen, deren Zahl jedoch nach vorheriger Ruhe des elektrischen Organs auf 25 steigen kann; zunächst folgen sich die einzelnen Schläge bei Zimmertemperatur in ziemlich regelmäßigen Abständen von etwa 0.005 sec, später werden die Distanzen meist allmählich größer³⁾ (Abb. 316). Bei *Malopterurus*⁴⁾ besteht die reflektorische Reaktion in einer Reihe von Schlaggruppen (2–5), die sich meist in Intervallen von 1_4 bis 1_{12} sec. unter Umständen auch von 1_{15} und sogar 1_{30} sec (KOIKE) folgen; jede Gruppe setzt sich aus mehreren Einzelschlägen zusammen, deren Frequenz bei 5° C etwa 100, bei 35° C etwa 280 pro Sekunde beträgt (Abb. 326). Die Periodizität der Gruppen wechselt mit der Frequenz der sensiblen Hautreizung; bei Ermüdung wird die Zahl der Gruppen vermindert. Die Intensität der Schläge ändert sich nur wenig bei Variierung des Reizrhythmus. Bei Reizung der Haut außerhalb des Organs geht der Reflexentladung eine Latenzzeit von 0,02 bis 0,5 sec voran (Abb. 326); bei 20° C ist die minimale totale Reflexlatenz 0.023 sec, woraus sich eine zentrale Erregungszeit von etwa 0,01 sec berechnet; nach KOIKE ist die Reflexlatenz bei 15° C 27,6 σ , bei 32,5° C 15 σ . Elektrische Reizung der Haut des unversehrten *Malopterurus* über dem Organ wird mit einer direkten Entladung beantwortet, an die sich

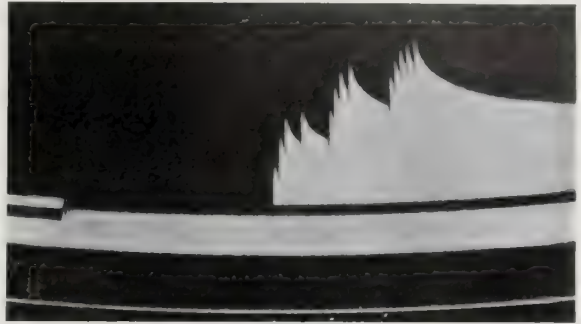


Abb. 326. Reflexentladung von *Malopterurus* nach Hautreizung außerhalb der Organ Grenzen. Lange Reflexlatenz. 3 Entladungsgruppen (man beachte die Zunahme der Einzelschlagdauer innerhalb der einzelnen Gruppe im Gegensatz zur Kongruenz der Einzelschläge bei multipler Entladung des isolierten Organs nach Einzelreiz. Vgl. Abb. 322 a, b und c. Capillarelektrometerkurve. (F. GOTCH und G. J. BURCH.)

eine reflektorische der beschriebenen Art anschließt. Da die Einzelschlagserien jeder Entladungsgruppe nach GOTCH und BURCH⁴⁾ in ihrer zeitlichen Folge und Gestalt mit den bei indirekter und auch bei direkter Momentanreizung des isolierten Organs erhaltenen multipeln Stromschwankungen übereinstimmen, die einer Selbsterregung des Organs durch seinen Schlag zugeschrieben werden, so erblicken GOTCH und BURCH in den raschen Perioden erster Ordnung einen peripheren Rhythmus, während sie die langsame Folge der einzelnen Gruppen als Ausdruck der zentralen Innervationsimpulse betrachten.

Unter Einhaltung möglichst günstiger Bedingungen kann die Periodendauer der Perioden erster Ordnung noch wesentlich abnehmen und bei 35° C 1.1–1.3, bei 25° C 2.6, bei 20° C 4.0 Tausendstel sec betragen, so daß die höchsten Frequenzen die von GOTCH und BURCH beobachteten Werte erheblich übersteigen [KOIKE unter GARTEN⁵⁾]. KOIKE hat seine Beobachtungen in einer Kurve dar-

¹⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 408. 1896.

²⁾ Vgl. die von GARTEN mitgeteilte Kurve in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 179. Herr Prof. M. CREMER stellte mir seine Aufnahmen freundlichst zur Verfügung.

³⁾ Vgl. auch BUYTENDIJK (zit. S. 900, Fußnote 3).

⁴⁾ GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Philos. Transact. (B), Bd. 187, S. 347. 1896.

⁵⁾ KOIKE, J.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 54, S. 431. 1910.

gestellt, aus der für 32, 22 und 12° C die zugehörigen Zeiten von 1.5, 3.2 und 9.8 σ zu entnehmen sind; der *Temperaturkoeffizient* für 10° C beträgt daher zwischen 12 und 22° C 3.2, zwischen 22 und 32° C 2.1. Die elektromotorischen Kräfte erreichten in diesen Versuchen bei 34° C 37.5 Volt, bei 16° C 68 Volt, sie würden also bei der Abkühlung beträchtlich wachsen. Man könnte in diesem Verhalten nach GARTEN eine Anpassung des im Süßwasser lebenden *Malopterurus* an die Zunahme des Leitungswiderstandes des umgebenden Mediums bei Sinken der Temperatur sehen: die Verstärkung des Schlages würde die Herabsetzung seiner Wirkung ausgleichen. Doch läßt GARTEN¹⁾ selbst die Möglichkeit offen, daß bei dem äußerst raschen Schlagverlauf in der Wärme die elektromotorischen Kräfte nicht in voller Höhe vom Registrierinstrument aufgezeichnet sein könnten. Eine Nachprüfung dieser Verhältnisse mit dem schnell reagierenden Oszillographen durch REMMLER²⁾ unter Leitung von CREMER führte jedoch zu sehr ähnlichen Ergebnissen: bei reflektorischen Entladungen von *Malopterurus* wurde die höchste Spannung bei 19° C erhalten; bei Erhöhung der Temperatur

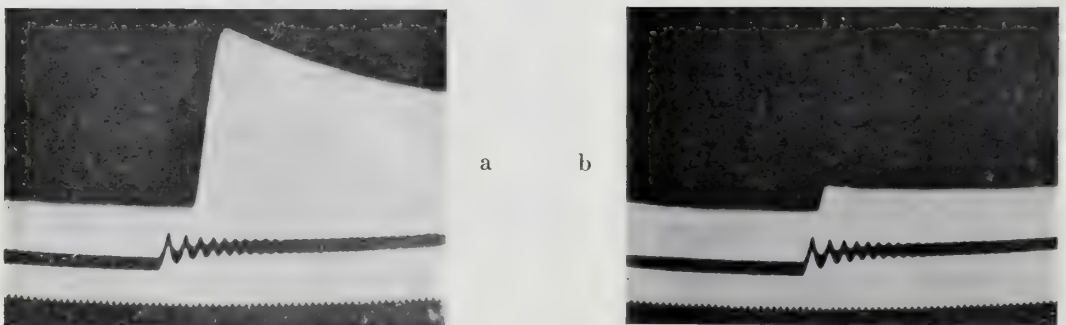


Abb. 327 a und b. Isoliertes Organ von *Malopterurus*, Nervenreizung mit einzelndem Induktionsschlag bei 30° C (a) und 5° C (b); einzelner Aktionsstrom (Ausnahme — meist periodische Entladung). Capillarelektrometerkurven. (Nach F. GOTCH und G. J. BURCH.)

bis auf 34° C nahm die Spannung ständig ab; aber auch bei Verminderung der Temperatur bis auf 13° C sank die nach außen ableitbare elektromotorische Kraft. Am indirekt gereizten Torpedoorgan findet BUYTENDIJK³⁾ bei 20° C über 40 Volt, bei 13 und 7.5° C etwa 30 Volt; unter 7.5 und über 22° C sinkt die Schlagspannung rasch ab und beträgt bei 5 und 28° C nur noch Bruchteil eines Volt (Abb. 320 und 321)⁴⁾. Dagegen fanden GOTCH und BURCH bei indirekter Reizung des isolierten *Malopterurus*organs mit Einzelinduktionsschlag bei 30° C eine viel höhere Entladungszacke als bei 5° C (Abb. 327a und b).

Entladungen von einzelnen Teilen des elektrischen Organs (sog. Streckenentladungen) des lebenden Tieres hat weder REMMLER noch ZELIONY⁵⁾ beobachtet, eine Tatsache, die der Innervation jeder Organhälfte durch eine einzige Ganglienzelle entspricht und das *Malopterurus*organ dem Alles-oder-Nichts-Gesetz unter-

¹⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 202.

²⁾ REMMLER, W.: Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1912.

³⁾ BUYTENDIJK, F. J. J.: Verslag van de gewone vergaderingen der wis- en natuurkundige afdeeling (K. Ak. van wetensch. te Amsterdam), Bd. 31, S. 157. 1922. Über den Temperatureinfluß auf Nerven- und Muskeltätigkeit anderer Rochenarten vgl. H. J. BATTLE: Transact. Roy. Soc. Canad. 1926, Bd. 20, S. 127 (zit. nach Physiol. Abstracts Bd. 12, S. 340. 1926).

⁴⁾ Vgl. auch die Versuche von BERNSTEIN u. TSCHERMAK (s. S. 921).

⁵⁾ ZELIONY: Zitiert nach CREMER, M.: Sitzungsber. d. Berlin. Physiol. Ges. vom 19. 7. 1912. — Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26, S. 981. 1912. Dasselbst auch Mitteilung über die Anwendung des Oszillographen und des Stab-Elektrometers zur Aufnahme des Fischschlages.

worfen erscheinen läßt. Durch gleichzeitige Registrierung der Schläge beider Organe konnte GARTEN¹⁾ nachweisen, daß die beiden Riesenganglienzellen die zugehörigen Organhälften bis auf Bruchteile von $\frac{1}{1000}$ sec (d. h. innerhalb der Fehlergrenze) gleichzeitig innervieren. Auch für Torpedo konnte SCHÖNLEIN das synchrone Funktionieren beider Organhälften im Tier wahrscheinlich machen.

Da die reflektorischen Perioden beider Organhälften einerseits weitgehend übereinstimmen, andererseits, wie GARTEN im Gegensatz zu GOTCH und BURCH bemerkte, den bei künstlicher direkter oder indirekter Organreizung erhaltenen Perioden nicht vollständig gleichen — bei der Organreizung sind nämlich die Intervalle zwischen den einzelnen Schlägen nahezu gleichlang, während bei den Reflexantworten gegen Ende einer Gruppe die Intervalle merklich zunehmen [vgl. Abb. 322a, b, c einerseits, Abb. 326 andererseits sowie die Schilderung des Torpedoreflexschlages²⁾] —, so war die Annahme begründet, daß auch die Perioden erster Ordnung dem zentralen Mechanismus unterstellt seien. Durch verschiedene Temperierung des die elektrischen Ganglien bergenden Kopfteils und des den größten Teil des Organs enthaltenden übrigen Körpers gelang GARTEN bei *Malopterurus* der Nachweis der Abhängigkeit der Perioden erster Ordnung vom nervösen Zentralapparat. Bei Abkühlung des Kopfteles schlägt nämlich das



Abb. 328a und b. Reflexentladung von *Malopterurus* bei künstlicher Temperierung (3 Tage nach Durchschneidung der vorderen Äste des N. electricus. a) Temperatur des Kopfwassers $33,3^{\circ}\text{C}$, des Körperwassers $31,5-32,0^{\circ}\text{C}$ (baldige Verlängerung des anfangs sehr raschen Rhythmus). b) Temperatur des Kopfwassers 18°C , des Körperwassers 29°C (langsame Hauptrhythmen mit deutlicher Nebenzacke. Saitengalvanometeraufnahmen. Zeitschreibung: 1 Schwingung = $\frac{1}{148}$ sec. (Nach S. GARTEN.)

warme Organ in dem langsamen Tempo eines im ganzen gekühlten Fisches; nur bei sehr starker Erwärmung des Organs folgt auf jeden Schlag eine schwache zweite Zacke, die GARTEN entsprechend der kurzen Periodendauer als Selbst-erregung des Organs im Sinne von GOTCH auffaßt (Abb. 328a und b). Bei Erwärmung des Kopfteles und Kühlung des hinteren Körperabschnittes gelingt es bei nicht zu großer Temperaturdifferenz, dem Organ den rascheren zentralen Rhythmus aufzuzwingen. Den Einwand, es könnte der vordere mit dem Kopf erwärmte oder gekühlte Organteil die Frequenz des entgegengesetzt temperierten übrigen Organs bestimmen, konnte GARTEN entkräften, indem er die vordersten Äste der beiden elektrischen Nerven durchschnitt und auf diese Weise den von ihnen versorgten Organteil ausschaltete. Im Gegensatz zu GOTCH und BURCH muß man also annehmen, daß die *Malopterurus*-Riesenganglienzelle eine periodische Tätigkeit von sehr hoher Frequenz entfaltet.

Die Reflexentladung von *Gymnotus* ist, wie zuerst MAREY³⁾ fand, ebenfalls aus einer Reihe von Einzelschlägen zusammengesetzt. Bei 25°C erfolgen lebhafte Entladungen, bei Abkühlung werden sie seltener, um bei 16°C zu er-

¹⁾ GARTEN, S.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 54, S. 399. 1910.

²⁾ Dagegen findet BUYTENDIJK die Entladungsperiodik des isolierten Organs unregelmäßiger als den Reflexrhythmus, den er aber ebenfalls als zentral bedingt ansieht.

³⁾ MAREY: Cpt. rend. des séances de l'ac d. sc. Bd. 88, S. 318. 1879.

löschen. Neuere Untersuchungen von EILENFELDT¹⁾ unter Leitung CREMERS mit dem Oszillographen zeigten, daß *Gymnotus* bei schwacher mechanischer Hautreizung mit Entladungen antwortet, die aus einigen Einzelschlägen bestehen, deren Zahl sich auf höchstens 10, durchschnittlich auf 4–7 belief. Die Einzelentladungen folgen sich in den Serien meist mit ständig zunehmenden, teils regelmäßigen, teils unregelmäßigen Abständen, die gegen das Ende der Serie bedeutend länger werden (Abb. 314). So zeigte eine Schlagserie beispielsweise folgende Intervalle: 2.57; 2.57; 4.56; 5.32; 5.32; 6.27; 9.12 σ . Für die beiden ersten Schläge würde sich also eine Frequenz von fast 400 pro Sekunde ergeben. Die kürzeste Schlagserie hatte eine Dauer von ungefähr $\frac{1}{100}$, die längste von $\frac{6}{100}$ sec. Auch die Abstände zwischen den Schlaggruppen sind variabel. Nicht immer besitzt der erste Schlag einer Serie die größte elektromotorische Kraft; bisweilen ist ein unregelmäßiges oder auch regelmäßiges, treppenartiges Wachsen und Sinken der Schlaghöhen zu beobachten [von GARTEN²⁾ auch bei *Malopterurus* bemerkt]. Neben den Schlägen von annähernd gleicher maximaler Spannung treten zu Beginn einer Serie, zuweilen auch zwischen zwei Gruppen kleinere, manchmal unregelmäßig geformte Schläge auf, die wohl auf Streckenentladungen beruhen. Im allgemeinen setzt aber der Zitteraal seine sämtlichen elektrischen Organe zu gleicher Zeit in Tätigkeit und folgt vermutlich einem zentralen Rhythmus; demgemäß scheint mehr oder minder heftige und lange Reizung nicht die Stärke der Entladungen, sondern nur deren Zahl zu beeinflussen.

5. Elektromotorische Kraft der Einzelplatte.

Der Anteil des einzelnen elektrischen „Elements“ an der Schlagspannung ergibt sich aus dem Verhältnis der beteiligten Plattenzahl zum erreichten Potential. BURDON SANDERSON und GOTCH³⁾ erhielten von einem 5 cm langen Organstück von *Raja*, das aus 80 Platten bestand, eine maximale elektromotorische Kraft von 1,74 Daniell, d. h. pro Platte etwas über 0,02 Daniell (für den Froschsartorius fanden sie mit dem Rheotomverfahren 0,026 Daniell). Ein 1,5 cm langes Organstück von *Malopterurus*, das etwa 530 Platten enthielt, lieferte bei 5° C im Maximum 25,1 Volt, so daß auf jede Platte 0,048 Volt entfallen [GOTCH und BURCH⁴⁾]. Für den Aktionsstrom des Froschischiadicus fanden sie einen Maximalwert von 0,033 Volt]. Da aber die Präparation des Organs Schläge auslöst, also das Organ ermüdet, und die niedrige Temperatur die Schlagspannung herabsetzt — eine Umrechnung der Schlagspannung auf das ganze Organ bei 5° C würde etwa auf die Hälfte des von CREMER und REMMLER bei mittleren Temperaturen beobachteten maximalen Entladungspotentials führen —, so ist das von der einzelnen *Malopterurus*-platte entwickelte Potential auf annähernd das Doppelte des angegebenen Wertes zu schätzen. Eine solche Zahl würde auch zu den Daten von SCHÖNLEIN⁵⁾ passen, der für die einzelne Torpedoplatte 0,081–0,084 Daniell berechnet. Aus den Mitteilungen FUJIS⁶⁾ kann man für *Astrape japonica* ebenfalls etwa 0,08 Volt pro Platte annehmen. Für den *Gymnotus* läßt sich im Anschluß an DU BOIS-REYMOND⁷⁾ folgende Überschlagsrechnung anstellen: bei 1 m langen Tieren besteht das etwa 80 cm lange Organ

1) EILENFELDT, W.: Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochschule, Berlin 1914. Cremers Beitr. zur Physiol. Bd. 3, S. 195. 1926.

2) GARTEN, S.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 54, S. 399. 1910.

3) BURDON SANDERSON, J. u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 10, S. 259. 1889.

4) GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London, Bd. 65, S. 434. 1899.

5) SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

6) FUJI, K.: Journ. of the Coll. of sc., imp. univ. Tokyo, Bd. 37, S. 1. 1914.

7) DU BOIS-REYMOND, in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 278ff.

aus ungefähr 6000 Platten (diese Zahl ist aber vermutlich zu hoch gegriffen); die Organe des von EILENFELDT beobachteten ca. 90 cm langen Zitteraals dürften daher eher weniger Platten enthalten haben; da die maximale Schlagspannung 866 Volt betrug, ist das Potential der einzelnen Platte auf etwa 0.14 Volt zu beziffern (DU BOIS-REYMOND schätzte es auf den offensichtlich zu niedrigen Betrag von 0,05 Daniell)¹⁾.

Die elektromotorischen Kräfte des Ruhestroms der elektrischen Nerven erreichen bei Torpedo kaum 0,04 Daniell [FUCHS²⁾]; DU BOIS-REYMOND³⁾ selbst gibt 0,011 Daniell als oberste Grenze an, CREMER⁴⁾ für *Malopterurus* 0,005 Volt]. Da auch der Ruhestrom und die Aktionsnegativität des quergestreiften Muskels 0,08 Volt nicht übersteigen, wird man zu dem Schluß gedrängt, daß die elektrische Platte nicht nur eine anatomische, sondern auch eine *physiologische Spezialisierung* zur Erfüllung ihrer Funktion erfahren hat und daß diese Umbildung in den höchstentwickelten Organen einen Grad erreicht hat, der die Platte zu einer Elektrizitätsproduktion befähigt, die die Bestandteile der Plattenmatrix nicht erreichen, wenn sie sich in der gewöhnlichen Weise zur Vollbringung anderer Aufgaben ausdifferenzieren. Beachtet man ferner, wie die Fähigkeit der Einzelplatte zur Stromerzeugung mit der Vervollkommenung der Leistungen des Organs wächst — von einer dem Nervenstrom entsprechenden Stufe bei Raja zu einem dem Muskelstrom gleichen Niveau bei Torpedo und schließlich zu einer diesen übertreffenden Höhe bei Gymnotus —, ohne daß an der prinzipiellen Struktur der Organe eine Änderung eintritt, so ergibt sich ohne weiteres, daß der elektromotorisch wirksame Bestandteil nicht aus dem Vergleich des Plattenpotentials mit dem Nerven- oder Muskelpotential erschlossen werden kann und daß also die dahin zielenden Bemühungen fehlgehen mußten.

Immerhin liegen die Werte für Zitteraal, -wels und -rochen noch in der Größenordnung der sonstigen bioelektrischen Potentiale. Der funktionelle Fortschritt der elektrischen Organe dürfte daher nicht im besonderen Mechanismus der Elektrizitätsproduktion zu suchen sein; eher kommt eine Ökonomisierung der lokalen Spannungsschwankung in Betracht. Bekanntlich kann man infolge des inneren Nebenschlusses stets nur einen Teil des im Gewebe erzeugten Potentials nach außen ableiten: dieser Betrag ist um so kleiner, je vollständiger die innere Abgleichung stattfindet, um so größer, je geringer dieser Nebenschluß ist. Man könnte demnach annehmen, daß die wahren Grenzschichtpotentiale der verschiedenen lebenden Gewebe nicht erheblich voneinander abweichen und nur durch den inneren Shunt in wechselndem Maße herabgesetzt werden. Die geschilderte Entwicklung der elektrischen Organe würde also einem *phylogenetischen Abbau des „schädlichen“ Nebenschlusses* gleichkommen. Beim markhaltigen Nerven erfolgt die Schwächung der wahren elektromotorischen Kraft vermutlich durch die Hüllen, die besser leiten als die dem Kern des HERMANNschen Schemas entsprechenden Bestandteile, und wird durch das Verhältnis der Widerstände der beiden Substanzen angegeben. Dieser sog. Kern-Hüllenquotient des Nerven dürfte nach den Untersuchungen des CREMERschen Instituts

¹⁾ Die Anstiegsgeschwindigkeit berechnet sich also (unter Einsetzung der minimalen Anstiegsdauer bei Registrierung mit rasch reagierenden Instrumenten ohne Korrektur) für die einzelne Platte von Gymnotus, *Malopterurus* und Torpedo (und Astrape) auf etwa 0,28, 0,06 und 0,04 Volt pro σ . Für den N. ischiadic. des Frosches beträgt dieser Wert bei Zimmertemperatur ca. 0,08 Volt pro σ (H. ROSENBERG: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 216, S. 300. 1927).

²⁾ FUCHS, S.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 8, S. 529. 1894.

³⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1885, S. 135.

⁴⁾ CREMER, M.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26, S. 981. 1912.

zwischen 3 und 10 liegen und wird von CREMER¹⁾ auf 5 veranschlagt. Multipliziert man die maximalen, nach außen ableitbaren Spannungen des Nerven (30–33 Millivolt) mit diesem Faktor, so gelangt man zu einem Wert von 0,15–0,165 Volt als wahren Potential. Dieser Betrag genügt zur Bestreitung der elektromotorischen Kräfte auch der wirksamsten elektrischen Organe. Umgekehrt darf man in den schwachen Ruhestromen der elektrischen Nerven einen Hinweis auf eine vermehrte Leitung in ihren Hüllen erblicken.

6. Ermüdung.

Die *Ermüdbarkeit* der elektrischen Einrichtungen ist wahrscheinlich bei den einzelnen Fischarten je nach der Entwicklung der Organe verschieden: doch liegen bisher nur wenige gesicherte Ergebnisse vor. Anscheinend verfügt das mit dicken Platten ausgestattete Gymnotusorgan über den größten Schlagvorrat. SACHS²⁾ fand frischgefangene Zitteraale unermüdlich und fähig, zweihundert Schläge, worunter wohl Entladungsreihen zu verstehen sind, ohne sonderliche Schwächung abzugeben; nach etwa 150 im Laufe einer Stunde ausgeteilten Entladungen wurden noch starke Schläge beobachtet. Rechnet man nach den Angaben EILENFELDTs auf jede Entladung 6–10 Einzelschläge, was für eben erbeutete Exemplare allerdings die untere Grenze darstellen dürfte, so würden 800–1500 Einzelschläge keine wesentliche Ermüdung bewirkt haben. Doch meint SACHS, in der von ihm beobachteten Säuerung anhaltend faradisierter Organstücke ein Zeichen der Erschöpfung zu erkennen (s. unten). Die unverletzte Torpedo ist nach 1000 bis höchstens 2000 innerhalb 15–30 Minuten abgegebenen Einzelschlägen, deren letzte 100–200 an Höhe ständig abnehmen, erschöpft und braucht mindestens eine viertelstündige Erholung, um eine elektrische Tätigkeit, und vielstündige Ruhe, um rege spontane Entladungen wieder zu beginnen (SCHÖNLEIN sieht in der Trägheit des Kreislaufs die Ursache für die lange Erholungsdauer).

Auch das isolierte Organ verliert nach etwas über 1000 Schlägen unter außerordentlicher Verkleinerung der Schlaghöhe seine Reaktionsfähigkeit; nach einer kurzen Reizpause (1 Minute) ist eine teilweise Erholung eingetreten, die aber schon nach einigen hundert weiteren Reizungen in tiefste Ermüdung übergeht, aus der nur eine sehr geringe Erholung möglich ist, die bei Fortsetzung des Versuches immer rascher schwindet und immer unvollkommener wird, bis endlich trotz der Reizpause die Erregbarkeit nicht zurückkehrt [SCHÖNLEIN³⁾, GARTEN⁴⁾]. Sehr ermüdbar ist das Torpedoorgan bei Temperaturen zwischen 22 und 28° C, z. B. sinkt die Schlagspannung nach 8 Einzelreizen in Abständen von 30 sec von 7 auf 1 Volt [BUYTENDIJK⁵⁾].

Bei indirekter Reizung des Organs des japanischen Zitterrochen mit einer Frequenz von 25 Schließungsinduktionsschlägen pro Sekunde zeichnen die Gipfel der einzelnen Entladungen eine Ermüdungskurve, die der des Muskels gleicht: die elektromotorische Kraft steigt bei den ersten Entladungen etwas an, geht durch ein Maximum und sinkt dann mit flachem Wellenzuge exponentiell ab. Das Treppenphänomen, das auch nach Erholung auftritt, erklärt FUJI⁶⁾

¹⁾ CREMER, M.: Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 31. 1922; vgl. ebenda auch S. 61, 89, 93, 135, 139, 209, 219, 383. — Ferner H. ROSENBERG u. F. SCHNAUDER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 78, S. 175. 1923.

²⁾ SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 256.

³⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 408. 1896.

⁴⁾ GARTEN, S.: Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Akad. d. Wiss. Bd. 25, S. 253. 1899.

⁵⁾ BUYTENDIJK, F. J. J.: Verslag de afdeel. natuurkunde, Königl. Akad. d. Wiss., Amsterdam, Bd. 31, S. 157. 1922.

⁶⁾ FUJI: Zitiert auf S. 908, Fußnote 6.

mit der Superposition jeder folgenden primären Entladung auf eine vorhergehende sekundäre oder tertiäre Entladung: indem diese durch Selbsterregung entstandenen Entladungen infolge der mit der Ermüdung rasch wachsenden modalen Latenz immer später erscheinen, muß die Höhe der superponierten Entladungen zunehmen, bis die durch die Ermüdung bedingte Abnahme der Höhe der sich superponierenden Entladungen den Superpositionseffekt überwiegt. Bei rascher rhythmischer Reizung mit einer Frequenz von etwa 900 und mehr pro Sekunde entstehen unregelmäßige Reihen großer und kleiner, zum Teil superponierter Schläge, auch wenn die Reizfolge regel- und gleichmäßig ist (allerdings werden die anfangs maximalen Reize infolge Ermüdung bald submaximal). Eine Periode ist daher nur aus den ersten Zacken mit einiger Sicherheit herzuleiten, deren Intervall z. B. etwa 0.012 sec betrug, d. h. 85 Einzelschlägen in der Sekunde entspricht.

Nach GOTCH und BURCH¹⁾ stellt *Malopterurus* die reflektorische Tätigkeit rascher ein als *Torpedo*, und zwar infolge einer zentralen Erschöpfbarkeit, die sich in einer baldigen Zunahme der intrazentralen Übertragungszeit zu erkennen gebe; dagegen ist die Stärke der Einzelentladung durch die Ermüdung bei *Malopterurus* weniger beeinträchtigt als bei *Torpedo*. Man könnte an ein Anwachsen der Refraktärperiode bis zum plötzlichen Versagen der Riesenganglienzelle denken. Bei Einhaltung ausreichender Reizintervalle ist die Ermüdbarkeit geringer: wird alle 10 sec gereizt, so ist nach ca. 500 Einzelschlägen in reflektorischen Gruppen die Dauer der Perioden erster Ordnung bei 23.5° C nicht verlängert und auch die elektromotorische Kraft noch nicht wesentlich herabgesetzt [KOIKE²⁾].

7. Pharmakologisches (Strychnin, Curare, Veratrin, Narkose).

Durch *Strychnin*vergiftung³⁾ wird die Erregbarkeit der elektrischen Zentralapparate enorm gesteigert, so daß sowohl Zitteraal wie Zitterrochen in heftigen, oft dichtgedrängten, zuweilen geradezu tetanischen Entladungen schlagen und ihre Organe eventuell bis zur Erschöpfung ermüden⁴⁾. In Anbetracht der Beziehung der elektrischen Organe zum Muskelsystem und seinen Nerven bietet dieser Angriffspunkt des Strychnins einen Hinweis auf die Reste funktioneller Verwandtschaft. An *Malopterurus*, der infolge der Unsicherheit der Herkunft seines elektrischen Organs eine besondere Berücksichtigung verdiente, ist eine solche pharmakologische Differenzierung anscheinend nicht versucht worden.

Bei Vergiftung mit *Curare*, dessen theoretische Bedeutung für das Wesen des Fischschlages frühzeitig erkannt wurde, konnte es BABUCHIN⁵⁾ nicht zu einer Lähmung bei Reizung des elektrischen Nerven bringen: dieselbe Erfahrung machte GOTCH⁶⁾ bei *Torpedo*. SACHS⁷⁾ fand das Gymnotusorgan nach Curaregabe nicht mehr indirekt, wohl aber direkt, besonders auch chemisch durch Ammoniak, erregbar. Diese Versuche sind aber sämtlich nicht beweisend, da es SCHÖNLEIN⁴⁾ später gelang, mit hohen, intraarteriell eingespritzten Dosen bei

1) GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Philos. Transact. (B), Bd. 187, S. 347. 1896.

2) KOIKE: Zitiert auf S. 905, Fußnote 5.

3) Vgl. C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 252ff.

4) SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 408. 1896. Eine mittelgroße *T. ocellata* von 30 cm Breite und 1200–1500 g Gewicht braucht 0,4–0,6 g Curare.

5) BABUCHIN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1877, S. 250.

6) GOTCH, F.: Proc. of the physiol. soc. 1888, Nr. 2, Oxford.

7) SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 194ff.

Torpedo mit der indirekten auch die direkte Erregbarkeit aufzuheben. GARTEN¹⁾, der vor dem Versuch die elektrischen Nerven durchschnitt, um die *im Beginn der Vergiftung* auftretenden *zentralen Erregungen* vom Organ fern zu halten und eine täuschende Organermüdung zu vermeiden, konnte SCHÖNLEINs Befunde sicherstellen und dahin erweitern, daß eine schwache Curarewirkung die Ermüdbarkeit des Organs wesentlich steigert und im Stadium der Erschöpfung direkte und indirekte Erregbarkeit verschwinden läßt. Das gleichzeitige Aufhören der direkten und indirekten Erregbarkeit hatten BURCH und GOTCH²⁾ auch beim Abkühlen des Malopterurusorgans, GARTEN¹⁾ am degenerierenden Torpedoororgan nach Nervendurchschneidung, SCHÖNLEIN³⁾ nach Erschöpfung des Organs durch Strychninvergiftung festgestellt; daher war der Schluß gerechtfertigt, daß eine unmittelbare Irritabilität der Plattensubstanz nicht besteht und bei der sog. direkten Reizung nur die Nervenendigungen des Organs getroffen werden.

Neuerdings wird diese Anschauung von CHAUCHARD⁴⁾ bestritten, der findet, daß bei Torpedo nach mäßigen, erst in 4—5 Stunden voll wirksamen Curaredosen (0.05 g pro Kilogramm Tier) die Chronaxie des Nerven und des Organs zunächst unverändert bleibt, mithin bei beiden gleich ist. Dann beginnt die Rheobase bei konstanter Chronaxie, aber zunehmender Ermüdbarkeit des Organs zu steigen, bis plötzlich vom Nerven her eine Erregung nicht mehr zu erzielen ist, während das Organ noch auf direkten Reiz antwortet. Doch ist nunmehr die Chronaxie des Organs verlängert und steigt über den zehnfachen Wert, bis schließlich auch jede direkte Reizung erfolglos bleibt. Dasselbe Verhalten — allerdings unter dauernder Bewahrung der direkten Erregbarkeit — zeigt nach LAPICQUE das Nervmuskelpreparat des Frosches. CHAUCHARD schließt sich daher den Folgerungen LAPICQUES an, daß die Chronaxie des Nerven auf ihrem ursprünglichen Wert verharre und nur der Verlust des „Isochronismus“ von Nerv und Organ bei erhaltener direkter Erregbarkeit die Unwirksamkeit der indirekten Reizung bedinge, da die notwendige Übereinstimmung der Erregungsprozesse in Organ und Nerv aufgehoben sei⁵⁾. Den mit massiven Dosen arbeitenden Forschern wäre demnach das von CHAUCHARD beobachtete Zwischenstadium entgangen.

Indessen kann man den Sachverhalt mit einigen wahrscheinlichen Hilfsannahmen ohne Schwierigkeit nach der klassischen Theorie deuten. Vermutlich besitzt der nervös-motorische Endapparat (der für diese Überlegung als Einheit gefaßt werden darf) schon in der Norm ein Dekrement, das durch Curare — je nach der Konzentration mehr oder weniger rasch — vermehrt wird, bis vollständige Lähmung eintritt. In einem bestimmten Stadium wird der Nervenimpuls in der dekrementiellen Strecke erlöschen, obschon noch keine absolute Funktionsunfähigkeit des Endapparates besteht. Da jede Nervenfasernach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz eine maximale Erregung liefert, ist durch eine Verstärkung des indirekten Reizes nur eine größere Zahl von (normalen) Nervenfasern zum Ansprechen zu bringen, nicht aber eine Zunahme des in jeder einzelnen Faser verlaufenden Impulses zu erreichen. Zu diesem Zeitpunkt wird

¹⁾ GARTEN, S.: Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Akad. d. Wiss. Bd. 25, S. 253. 1899. — Weitere Angaben bei R. BOEHM: Heffters Handb. d. exp. Pharmakol. Bd. 2, 1. Hälfte, S. 218. Berlin 1920.

²⁾ GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London Bd. 65, S. 434. 1899. — Soweit ich sehe, fehlt bisher die wichtige Untersuchung der Curarewirkung bei Malopterurus.

³⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zitiert auf S. 911, Fußnote 4.

⁴⁾ CHAUCHARD, M. u. Mme.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences. Bd. 183, S. 79. 1926.

⁵⁾ Vgl. P. VOGEL: Zeitschr. f. Biol. Bd. 83, S. 147. 1925.

daher plötzlich die indirekte Reizung versagen, ohne daß die Chronaxie ein Anwachsen zeigt. Bei direkter Reizung greift der Reiz in der dekrementiellen Strecke an: im Gegensatz zum natürlichen Impuls kann der künstliche Reiz einerseits beliebig verstärkt werden, so daß der wahrscheinlich auch untererregbare Endapparat noch erregt wird, andererseits braucht die im dekrementiellen Bereich gesetzte Erregung nur einen Teil dieser Strecke zu passieren, so daß sie das Erfolgsorgan erreicht, ehe sie unter die Schwelle gesunken ist.

Diese Auffassung ist in Übereinstimmung mit den Angaben von K. LUCAS¹⁾, der nach dem Zeitfaktor der Erregbarkeit drei Bestandteile des Nerv-Muskelapparats unterscheidet: die Nervenendigung, die durch geringe Curaremenngen ihre Wirkung auf den Muskel verliert; die Myoneuralregion, die nach etwas höherer Giftdosis ausgeschaltet ist; die muskuläre Substanz, deren Erregbarkeit durch Curare nicht berührt wird. In diesem Sinne spricht auch, daß die Chronaxie des quergestreiften Skelettmuskels nach BOEHM nicht mit der Giftdosis (Curarin) ansteigt²⁾. Und die Aktionsstromkurven GARTENS³⁾ und BORUTTAUS⁴⁾ zeigen, daß Periodizität und Ablauf des Erregungsprozesses im curaresierten Muskel nicht verändert, die Bedingungen für eine Resonanzstörung im LAPICQUESchen Sinne also gar nicht gegeben sind.

Obschon, wie BOEHM hervorhebt, bei Anwendung großer Curaremenngen (GARTEN injizierte 0,7—1,2 g intraarteriell) die Nebenbestandteile des Pfeilgiftes nicht vernachlässigt werden dürfen und aus diesem Grunde die Nachprüfung mit reinem Curarin⁵⁾ notwendig ist, wird man, da SCHÖNLEIN und GARTEN die direkte Erregbarkeit der Skelettmuskeln bei ihren Zitterrochen erhalten fanden, schließen dürfen, daß das elektrische Organ eine direkte Erregbarkeit im strengen Sinne nicht aufweist (auch bei Abtötung des curaresierten Organs durch Hitze vermißte GARTEN die starke Stromentwicklung des normalen Organs).

Ein Widerspruch zu diesem Ergebnis schien in dem Einfluß des *Veratrins*, eines exquisiten Muskelgiftes, auf das elektrische Organ zu liegen. Nach Vergiftung mit dieser Droge zeigt der Schlag des Zitterrochenorgans auf Nervenreizung einen ähnlichen gedehnten Verlauf wie der Aktionsstrom und die Kontraktion des veratrinisierten Muskels [GARTEN]⁶⁾. Nachdem aber GARTEN am markhaltigen und besonders am marklosen Nerven eine entsprechende Wirkung des Veratrins auf den Aktionsstrom nachweisen konnte, ist eine innere Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Befunden erzielt.

Narkose (mit Chloralhydrat) verkleinert den Schlag des Torpedoorgans bis fast zum Verschwinden und verlängert die Latenz [BUYTENDIJK⁷⁾].

8. Immunität, Erregbarkeit und sonstiges Verhalten der elektrischen Nerven.

Quantitative Bestimmungen der Erregbarkeit des elektrischen Nerven und Organs scheinen — mit Ausnahme der Angaben CHAUCHARDS für Torpedo — bisher nicht vorzuliegen⁸⁾, und auch den Muskeln und übrigen Nerven der elek-

¹⁾ LUCAS, K.: Journ. of physiol. Bd. 36, S. 114. 1907/8.

²⁾ BOEHM, R.: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmacol. Bd. 63, S. 177.

³⁾ GARTEN, S.: Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Akad. d. Wiss. Bd. 26, S. 331. 1901.

⁴⁾ BORUTTAU, H.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 31, S. 204. 1916.

⁵⁾ Nach W. STRAUB (vgl. BOEHM, in Heffters Handb. d. exp. Pharmacol. Bd. 2, 1. Hälfte, S. 220. 1920) sind 1,4 mg Curarin pro Kilogramm Torpedo — ebenso für andere Selachier — erforderlich, um tiefste Curarewirkung und wahrscheinlich auch Lähmung des elektrischen Organs zu erzeugen (= fünffache Kilodosis des Frosches).

⁶⁾ GARTEN, S.: Abh. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Akad. d. Wiss. Bd. 25, S. 253. 1899.

⁷⁾ Über den Einfluß von Bromkalium auf das Torpedoorgan vgl. CRISAFULLI: Giorn. di elettric. med. Bd. 1, S. 199. 1902.

⁸⁾ Vgl. C. SACHS: Untersuchungen am Zitteraal, S. 190ff.

trischen und anderen Fischen dürften bisher derartige Messungen nicht gewidmet worden sein, obschon vergleichbare Werte für die Frage der sog. *Immunität* der Zitterfische gegen ihren eigenen Schlag und gegen die Entladungen ihrer Artgenossen Aufschlüsse versprechen¹⁾. Die Unempfindlichkeit der Zitterfische gegen elektrische Ströme ist selbstverständlich nur unvollkommen, wie schon aus der elektrischen Erregbarkeit der elektrischen Organe und Nerven hervorgeht. Immerhin besteht zweifellos eine wesentliche Unterempfindlichkeit gegen Ströme, die auf verwandte Tierklassen eine reizende oder sogar schädigende Wirkung ausüben. Gymnoten zeigen auf Schläge stärkerer Tiere derselben Gattung im Wasser keine Reaktion (SACHS); Zitterrochen und -welse zeigen jedoch beim Schlage eines zweiten Tieres der gleichen Art ein leichtes Zusammenzucken oder Zurückfahren [STEINER²⁾, GOTCH³⁾]. Beim Zitterwels ist nach GOTCH der Schlag von geringen Mitbewegungen begleitet, die möglicherweise auf einer Erregung durch seinen Schlag beruhen. Außer Wasser ist die Erregung durch den eigenen und durch den Schlag anliegender Exemplare von Zitterrochen und -welsen sehr deutlich (vgl. die beschriebenen Versuche von GOTCH und BURCH über die Miterregung benachbarter Organstücke). SCHÖNLEIN meint daher, daß Torpedo überhaupt nicht wesentlich immun (jedenfalls nicht unempfindlicher als zahlreiche andere Seetiere) sei, sondern durch den guten *Nebenschluß* des Seewassers gegen ihre Entladung geschützt werde, der die zur Erregung notwendige Stromdichte im schlagenden Tier nicht zustande kommen lasse⁴⁾. [Um diese bei größeren Beutetieren zu erreichen, krümmt sich die schlagende Torpedo um das Objekt herum und schließt es gleichsam in ihre Stromlinie ein. SCHÖNLEIN⁵⁾.] Aber auch der Zitterwels reagiert schon auf Einschalten eines Stromes von 80 Volt [GARTEN⁶⁾], und durch Schließen eines dem Stadtnetz entnommenen Gleichstroms von 220 Volt kann der mit einer dünnen Wasserhülle umgebene Malopterurus zu einer reflektorischen Entladung erregt werden, wobei es für den Reizerfolg unwesentlich war, ob der Reizstrom die gleiche oder die entgegengesetzte Richtung hatte wie der Schlag des Fisches. Sogar der in einem mit Wasser gefüllten Glasrohr befindliche Gymnotus windet und krümmt sich heftig beim Durchgang eines Gleichstroms von 220 Volt und sendet Entladungen aus. Auffallenderweise sind diese Entladungen sowohl beim Malopterurus wie bei Gymnotus weit schwächer als die Reflexschläge bei mechanischer Reizung; beim Zitterwels kann die Schlagspannung auf den dritten, beim Zitteraal sogar auf den dreißigsten Teil des sonst beobachteten Maximums sinken. Da, wie erwähnt, bei Malopterurus reflektorische Streckentladungen wahrscheinlich nicht vorkommen, ist vielleicht eine teilweise Blockierung des elektrischen Nerven oder des Organs selbst durch den starken Gleichstrom anzunehmen [REMMER⁷⁾, EILENFELDT⁸⁾].

Die schon von DU BOIS-REYMOND widerlegte PFLÜGERSche *Anelektrotonushypothese* der Fischimmunität wird selbstverständlich durch diese Beobachtungen

¹⁾ Über das Verhalten von Fischen gegen elektrische Ströme, vgl. den Abschnitt „Sekundäre Wirkungen“ in diesem Bande.

²⁾ STEINER: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1874, S. 688.

³⁾ GOTCH, F.: Journ. of physiol. Bd. 7; Proc. of the physiol. soc. Nr. 4, 12. 12. 1885.

⁴⁾ Bei Durchströmung mit 20–25 Daniell, gleichgültig, welcher Richtung, ist ein isoliertes Organbündel von ca. 1,5 qcm Querschnitt nach $\frac{1}{2}$ Minute völlig schlagunfähig (SCHÖNLEIN: zitiert auf S. 911, Fußnote 4).

⁵⁾ SCHÖNLEIN: Zitiert auf S. 911, Fußnote 4.

⁶⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 212. Kurven bei KOIKE, zitiert auf S. 905, Fußnote 5.

⁷⁾ REMMER, W.: Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1913.

⁸⁾ EILENFELDT, W.: Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1914.

nicht gerettet¹⁾. Zur Erklärung der relativen Unempfindlichkeit wies SCHÖNLEIN²⁾ auf die Dickenunterschiede der Nerven einzelner Tierarten hin (ein kräftiger Torpedonerv hat etwa den 50fachen Querschnitt eines Froschischiadicus), die Täuschungen über die wirklichen Reizschwellenwerte veranlassen können, jedoch bei vervollkommenen Reizmethoden berücksichtigt werden. Echte Erregbarkeitsdifferenzen könnten aber mit *Besonderheiten des feineren Aufbaues* zusammenhängen [BOLL³⁾]. Vielleicht handelt es sich hierbei, wie GARTEN⁴⁾ annimmt, um einfache physikalische Beziehungen in dem Sinne, daß die Leitfähigkeit der Hüllen der erregbaren Gebilde der Zitterfische im Verhältnis zu der des reaktionsfähigen Protoplasmas erhöht ist (d. h. eine Verschiebung des CREMERSchen Kern-Hüllenquotienten stattgefunden hat; oder daß die Leitfähigkeit bzw. Ionendurchlässigkeit der zwischen Hüllen und Plasma gelegenen membranartigen Grenzschicht herabgesetzt ist. Erwähnt sei noch, daß der elektrische Nerv des Zitteraals nach SACHS auf Kettenströme und Einzelinduktionsschläge schwer, auf Faradisieren leicht anspricht; bei direkter Reizung ist dieser Unterschied weitaus geringer⁵⁾).

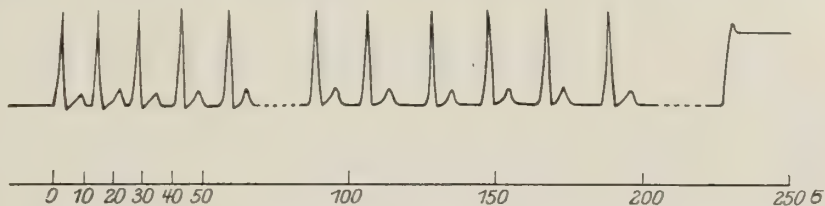


Abb. 329. Reflexschlag einer hochträchtigen *Torpedo ocellata* (frisch gefangenes großes Tier). Streifreizung mit Finger, erste Schläge aufgenommen (Saitenelektrometerkurve von M. CREMER, bisher unveröffentlicht). Registriertempo 0,45 m/sek. Eichung ca. 24 Volt. Teile aus einer 25 Doppelzacken aufweisenden Schlaggruppe; auf jede der in wechselnden Abständen folgenden Hauptzacken schließt sich in festem Intervall eine Nebenzacke an (im Original sind die einzelnen Zacken sehr regelmäßig gestaltet).

Über die Phylogenese der Immunität hat DU BOIS-REYMOND⁶⁾ eigenartige Erwägungen angestellt. Da die Zitterrochen und vielleicht auch Zitteraal und -wels ihre Jungen lebendig gebären, ist die Brut während der Trächtigkeit den Entladungen des Muttertieres ausgesetzt; es könnte daher eine natürliche Zuchtwahl die empfindlichen Früchte ausgemerzt haben, so daß nur die widerstandsfähigen Nachkommen überlebten und zur Fortpflanzung gelangten — es würde also mit zunehmender Schlagkraft die Festigung der Zitterfische gegen ihre Entladungen gewachsen sein. Im Gegensatz zu dieser Anschauung steht die Erklärung, die DU BOIS-REYMOND der Angabe zuteil werden läßt, daß trächtige Zitterrochen ausnehmend kräftig schlagen sollen (VALENTIN): da sie sich aus Schonung für ihre Jungen des Schlagens enthielten, würden ihre Kräfte bis zum Augenblick der Gefahr gespeichert; doch hält er selbst es für unwahrscheinlich, daß während der langen Schwangerschaftsdauer im allgemeinen keine Entladungen erfolgen sollten. Diesen Vermutungen steht bisher nur ein Befund gegenüber. CREMER ist es gelungen, Reflexentladungen einer hochgraviden *Torpedo* aufzunehmen, die das überraschende Bild einer alternierenden Schlagfolge zeigen (Abb. 329): auf jeden Einzelschlag der üblichen Spannung folgt eine

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 264f.

²⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

³⁾ BOLL, F.: Über elektrische Fische. Samml. gemeinverst. wiss. Vortr., herausgeg. von R. Virchow u. Fr. v. Holtzendorff, Serie 9, Nr. 210, S. 675. 1874.

⁴⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 212.

⁵⁾ SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 179f., 190ff.

⁶⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 273.

zweite, kleine Zacke, die CREMER (nach mündlicher Mitteilung) als eine durch die Stromschwankung des Muttertieres erregte Entladung der Foeten anzusehen geneigt ist. Für diese Deutung spricht, daß die Nebenzacke in festem Abstand von etwa $\frac{4}{1000}$ sec der Hauptzacke folgt, während die Hauptzacken untereinander wechselnde Intervalle aufweisen. Vielleicht ist die Angabe VALENTINS durch eine derartige Verdoppelung der Schläge des trächtigen Fisches infolge einer Miterregung der foetalen Organe (deren Wirkung selbstverständlich von ihrer gegenseitigen Orientierung und von ihrer Lage zum Muttertier abhängen würde) zu erklären; doch ist auch eine zentrale Erregbarkeitssteigerung des trächtigen Tiers zu berücksichtigen, da diese Reflexentladung die längste Serie (25 Einzelschläge) unter allen CREMERschen Aufnahmen aufweist. Die am folgenden Tage im Bassin vorgefundenen Neugeborenen waren anscheinend unbeschädigt.

Elektrische und andere Nerven von Torpedo sind auch durch konzentrierte Salzlösung kaum erregbar — möglicherweise infolge des Reichtums der Torpedogewebe an Salzen und Extraktivstoffen [SCHÖNLEIN¹⁾].

Der elektrische Nerv von Torpedo gibt sowohl auf mechanische Reize negative Schwankungen [FUCHS²⁾] als auf einzelne Induktionsschläge *Aktionsströme*, die aber bei Wiederholung rasch kleiner werden, so daß eine Rheotomanalyse unmöglich ist. Es handelt sich aber wohl mehr um Absterbe- als um Ermüdungserscheinungen. Der Elektrotonus eilt wie beim Hechtolfactorius (GARTEN) dem Aktionsstrom deutlich voran und zeigt das typische Überwiegen des An- über den Katelektrotonus [BORUTTAU³⁾]. Über die *Ruheströme* des elektrischen Nerven ist schon berichtet worden — sie scheinen bei großen Tieren ziemlich hoch werden zu können, aber nur im Vergleich zu denen anderer Nerven, nicht im Vergleich zu dem der einzelnen Torpedoplatte zukommenden Aktionspotential. Die *Leitungsgeschwindigkeit* des elektrischen Nerven von Torpedo beträgt nach SCHÖNLEIN¹⁾ bei Zimmertemperatur meist 20–30, niemals unter 14 m/sec. Am japanischen Zitterrochen fand FUJI⁴⁾ bei 11,6° C 7,31 m/sec; die Erregung pflanzt sich mit gleichmäßiger Geschwindigkeit fort, nur in der Nähe des Querschnitts zeigte sie eine Verzögerung, vermutlich infolge Verlangsamung in der alterierten Strecke. Auch bei verschiedener Reizstärke war die Leitungsgeschwindigkeit unverändert, wenn nicht die gewöhnlichen, sondern die modalen Latenzzeiten zur Messung benutzt wurden (vgl. die diesbezüglichen früheren Ausführungen). Wird die Temperatur des Torpedoorgans konstant gehalten und die des elektrischen Nerven zwischen 6 und 20° C variiert, so bleibt die Schlaggröße unverändert; die Latenzzeiten sollen bei Erniedrigung der Nerventemperatur merklich abnehmen [? BUYTENDIJK⁵⁾]. Am elektrischen Nerven von Malopterurus konnte BABUCHIN⁶⁾ das *doppelsinnige Leitungsvermögen des einzelnen Achsenzylinders* beweisen: wird einer der Nervenäste gereizt, so entlädt sich das ganze Organ.

9. Zentrale Lokalisation.

Auch die *nervösen Zentren* des elektrischen Organs reagieren auf elektrische Reize. Durch faradische Ströme sind bei Torpedo die Lobi electrici regelmäßig, an-

¹⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895 u. Bd. 33, S. 408. 1896.

²⁾ FUCHS, S.: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 8, S. 529. 1894.

³⁾ BORUTTAU, H.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 107, S. 193. 1905. Für den Malopterurusnerven vgl. M. CREMER: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 26, S. 981. 1912.

⁴⁾ FUJI, K.: Journ. of the Coll. of science, Imp. Univ. of Tokyo Bd. 37, S. 1. 1914.

⁵⁾ BUYTENDIJK, F. J. J.: Verslag van de gewone vergaderingen der wis- en natuurkundige afdeeling (k. Ak. van wetsch. te Amsterdam), Bd. 31, S. 157. 1922.

⁶⁾ BABUCHIN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1897, S. 262.

grenzende Hirnteile nur selten, vordere Hirnteile ziemlich häufig erregbar. Bei Reizung der vorderen Hirnpartien verhält sich die Entladung wie eine spontane, d. h. ihre Frequenz ist unabhängig von der Reizfrequenz; derselbe Entladungstyp kann auf Lobusreizung auftreten, häufig ist dabei jedoch die Schlagzahl gleich der Reizzahl. Letzterer Fall beruht aber vielleicht nur auf einer Mitreizung der vom Lobus abgehenden Fasern, während die Lobuszellen die eintreffenden Reize fremder Frequenz auf ihren Eigenrhythmus transformieren [SCHÖNLEIN¹⁾]. Nach RÖHMANN²⁾ besteht im Lobus el. von Torpedo eine Lokalisation in der räumlichen Verteilung der Ganglienzellen, so daß von bestimmten Stellen des Lobus el. nur bestimmte Teile des elektrischen Organs erregt werden können. Reizung von der dorsalen Oberfläche der Lobi optici mit Induktionsströmen bewirkt bei Raja während der Reizdauer Entladungen vom reflektorischen Typ; ebensolche, nur schwächere und weniger anhaltende Entladungen bewirkt die faradische Reizung der vorderen Region des vom Bulbus abgetrennten Rückenmarks, das also zur Automatie befähigt, aber im Gegensatz zu den Lobi opt. nicht reflektorisch erregbar ist³⁾.

10. Schlagrichtung.

Die Richtung des Zitterfischschlages, bezogen auf den Leib des Tieres, hat schon die älteren Forscher beschäftigt und ist von PACINI in eine einfache Regel gefaßt worden, die angibt, daß der *elektrische Strom innerhalb der Säulen des Organs in der Richtung von der Nervenendausbreitung nach dem muskulären Teil der Platte* verläuft, d. h. für die Ableitung im äußeren Bogen wird der nervöse Anteil negativ. Diese Darstellung ist für die meisten Arten zutreffend⁴⁾. So verläuft der Schlag im Zitteraal vom Schwanz zum Kopf, beim Zitterrochen vom Bauch zum Rücken, bei Raja vom Kopf zum Schwanz, bei Mormyrus vom Schwanz zum Kopf. Dagegen bildet der *Zitterwels* eine *Ausnahme*: denn obwohl die Nervenenden an die der caudalen Plattenseite angehörenden Trichterstiele treten, durchsetzt der Schlag das Organ in der Richtung vom Kopf zum Schwanz⁵⁾. Dieser Unterschied beruht möglicherweise auf der von FRITSCH vermuteten genetischen Sonderstellung des Malopterurusorgans. Im Anschluß an die Hypothese, daß es von Hautdrüsenzellen abstamme, äußert GARTEN⁶⁾ die Anschauung, daß die Hinterseite der Malopterurusplatte der Innenseite eines Epithels entspreche, an die die sekretorischen Nervenfasern herantreten, und vergleicht den Schlag mit einem von der Außenseite einsteigenden Sekretionsstrom, wie er bei Nervenreizung an der in salzarmem Wasser befindlichen Froschhaut oder an den Schweißdrüsen der Katzenpfote auftritt. Die Beschleunigung einer solchen langsamen Stromschwankung auf die etwa 1000fache Geschwindigkeit des Schlagverlaufs hält GARTEN im Rahmen funktioneller Anpassung für nicht ausgeschlossen). Aber schon WALLER⁷⁾ hat gezeigt, daß es außer diesem trägen Sekretionsstrom an der Haut einen sogenannten Flammstrom, d. h. einen jäh

¹⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895. Vgl. die Abbildung des Torpedogehirns bei J. STEINER: Tigeistedts Handb. d. physiol. Methodik Bd. 3, 2. Hälfte S. 167. Leipzig 1912.

²⁾ RÖHMANN, F.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 423.

³⁾ BURDON SANDERSON J., u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 10, S. 259. 1889.

⁴⁾ Vgl. die instruktive Abbildung von S. GARTEN: Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol., Bd. 3, 2. Hälfte, S. 173.

⁵⁾ Nach FUHRMANN (Mitt. d. Naturf.-Ges. Bern, Jg. 1917, S. 197) soll auch die Schlagrichtung von *Astroscopus* der Pacinischen Regel widersprechen; doch konnte ich keinen Originalbeleg für diese Angabe finden.

⁶⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 197.

⁷⁾ WALLER, A. D.: Die Kennzeichen des Lebens. Berlin 1915. S. 98 ff.

aufschießenden, lokal begrenzten Aktionsstrom gibt, mit dem der Epithelüberzug und zwar besonders die Malpighische Schicht auf direkten Reiz antwortet; WALLER hat die Ähnlichkeit zwischen diesen Flammströmen und den Entladungen der elektrischen Organe dargelegt und eigens betont, daß der Schlag des Malopterurursorgans vielleicht ein aussteigender Flammstrom sei. Neue Untersuchungen von EBBECKE¹⁾ an der Froschhaut lassen weitere Analogien erkennen (vgl. den nächsten Abschnitt) und erlauben die Annahme, daß die zeitlichen Verhältnisse des Flammstroms sich denen des Organschlags nähern²⁾.

11. Ruhestrom, Widerstand, Polarisation, Elektrotonus.

Die Erscheinungen am *nicht tätigen Organ* sind lebhaft umstritten worden. DU BOIS-REYMOND³⁾ glaubte seinerzeit schließen zu sollen, daß auch in der Ruhe das Organ ständig einen in der Richtung des Schlages laufenden Strom produziere, obschon es ihm selbst nicht gelungen war, beim Zitterwels eine elektromotorische Kraft nachzuweisen. Diese sog. Organstromkraft ist aber auch bei anderen elektrischen Fischen gering und für die Einzelplatte berechnet verschwindend klein und beträgt nach SACHS⁴⁾ bei einem 4 cm langen Organstück von *Gymnotus* 0,015–0,030 Daniell, d. h. nach DU BOIS-REYMONDS⁵⁾ Schätzung bei 80 cm Organlänge 0,3–0,6 Daniell. Während die Ruhe- und Aktionsströme bei Nerv und Muskel annähernd gleiches Potential haben, sind also Organstromkraft und Schlagspannung in ihrer Größenordnung überhaupt nicht zu vergleichen. Die Lösung dieses Widerspruchs liegt in der Feststellung, daß der *Organstrom*, der am unverletzten Organ vollständig fehlen kann [BURDON SANDERSON und GOTCH⁶⁾] überhaupt *kein echter Ruhestrom* ist — die Kästchenstruktur läßt die Gründe hierfür einsehen —, sondern als ein *Rest von vorausgegangenen Aktionsströmen* hinterbleibt [GOTCH⁷⁾]. Auch im lebenden unverletzten Tier zeigt sich ein merklicher Reststrom, wenn das Organ durch Strychninvergiftung, elektrische oder mechanische Reizung erschöpft ist [SCHÖNLEIN⁸⁾]. Demgemäß steigt der Organstrom vorübergehend an, wenn durch irgendwelche Einwirkungen, besonders durch thermische, weniger durch chemische oder mechanische Reize, eine größere Zahl von Platten verletzt und für mehr oder weniger lange Zeit erregt wird. Dabei kann der Organstrom einen Wert erreichen, der sich dem des Schlages nähert. Ist die Schädigung sehr intensiv, so erlischt die elektromotorische Wirksamkeit bald vollständig (BURDON SANDERSON und GOTCH). Alle auf die Annahme von Ruhestromen gegründeten Folgerungen DU BOIS-REYMONDS⁹⁾ hinsichtlich der Entstehung des Schlages sind daher nicht aufrecht zu erhalten [vgl. auch HERMANN¹⁰⁾].

In ähnlicher Weise können sich Erregungen und ihre Nachwirkung bei Bestimmung des elektrischen Leitungswiderstandes und bei Untersuchung der Polarisationerscheinungen geltend machen. Schickt man einen Stromstoß in der Schlagrichtung (homodrom) durch ein überlebendes Organstück, so zeigt ein Galvanometer eine größere Ablenkung, als wenn der Strom in entgegengesetzter Richtung (heterodrom) fließt; der Widerstand erscheint also im ersten

¹⁾ EBBECKE, U.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 211, S. 773. 1926.

²⁾ Weitere Erklärungsversuche s. unten.

³⁾ DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 169ff.

⁴⁾ DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 172ff.

⁵⁾ DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 175.

⁶⁾ BURDON SANDERSON, J., u. F. GOTCH: Journ. of physiol. Bd. 9, S. 137. 1888.

⁷⁾ GOTCH, F.: Philos. Transact., B, Bd. 178, S. 487. 1887.

⁸⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 33, S. 408. 1896.

⁹⁾ DU BOIS-REYMOND: in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 287ff.

¹⁰⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 26, S. 483. 1881.

Falle kleiner als im zweiten [DU BOIS-REYMOND¹⁾]. Diese Erscheinung, die um so mehr hervortritt, je stärker der benutzte Strom ist, nannte ihr Entdecker *Irreziprozität des Widerstandes* und deutete sie in teleologischem Sinne. Unterbricht man aber die Leitung zum Galvanometer innerhalb der Latenzzeit des Schlages, was sich besonders bei Verlängerung der Latenz durch Abkühlen des Organs ohne Schwierigkeit bewerkstelligen läßt, so ist der Ausschlag und somit auch der Widerstand in beiden Stromrichtungen gleich. (Die Latenz der Irreziprozität und des Schlages des direkt gereizten Organs ist gleich.) Die Irreziprozität ist also nur *durch Einmischung eines durch den Strom erregten Schlages vorgetäuscht*, der den Ausschlag des trägen Meßinstruments in der homodromen Richtung vergrößert, in der heterodromen verkleinert [GOTCH²⁾]. Ist das Organ abgetötet oder auch nur außerstande, weitere Entladungen abzugeben, so schwindet die Irreziprozität [GOTCH und BURCH³⁾]. Bei Messung des frischen Malopterurusorgans mit Wechselströmen ist der Widerstand in der Längsrichtung der Säule, d. h. senkrecht zur Plattenebene, etwa dreimal so groß wie in der Querrichtung, d. h. parallel zur Plattenebene: die Platten bieten also höheren Widerstand als die Zwischensubstanz. Beim erhitzten Organ verschwindet dieser Unterschied (GOTCH und BURCH), an dem vermutlich polarisatorische Vorgänge beteiligt sind.

Die verwickelten Erscheinungen der *Polarisation* der elektrischen Organe hat DU BOIS-REYMOND zu entwirren gesucht. Es erübrigt sich, auf die vielfältigen Einzelergebnisse, die durch BIEDERMANN⁴⁾ eine übersichtliche Darstellung erfahren haben, einzugehen, da ihnen nur mehr eine geringe Bedeutung zukommen dürfte. Es hat sich nämlich durch die Untersuchungen von GOTCH⁵⁾ herausgestellt, daß die bei homodromer kräftiger und kurzer Durchströmung auftretende, dem polarisierenden Strom gleichgerichtete sog. *positive Polarisation* lediglich die *Nachwirkung des durch den polarisierenden Strom erregten Schlages* ist. Die Tatsache, daß eine solche Nachwirkung entstehen und mit der gewöhnlichen negativen Polarisation konkurrieren kann, genügt zur Erklärung der eigenartigen Befunde. Echte *elektrotonische* Erscheinungen sind am elektrischen Organ wahrscheinlich nicht zu erhalten [SACHS⁶⁾, SCHÖNLEIN⁷⁾].

12. Chemische Zusammensetzung, Stoffwechsel, Lebensbedingungen.

Im Gegensatz zum Muskel sind die elektrischen Organe *sehr wasserreich* und arm an Eiweißstoffen, deren Natur nicht näher bekannt ist. Dagegen ist der Gehalt an Nichtprotein-Stickstoff, der überwiegend auf Harnstoff beruht, im elektrischen Organ wie in anderen Geweben von Torpedo erheblich. Nachstehende Tabelle⁸⁾ gibt über diese Verhältnisse Auskunft. Wichtig ist der durch BAGLIONI⁹⁾ geführte *Glykogennachweis*, da vorher im Anschluß an MARCUSE¹⁰⁾ angenommen wurde, daß das Torpedoorgan frei von Glykogen sei. BUYTENDIJK¹¹⁾

¹⁾ DU BOIS-REYMOND, E.: Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss., 16. Jg., S. 343. 1883.

²⁾ GOTCH, F.: Philos. Transact., B, Bd. 179, S. 329. 1888. Dieselben Verhältnisse finden sich bei der Froschhaut (U. EBBECKE: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 211, S. 773. 1927).

³⁾ GOTCH, F. u. G. J. BURCH: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 65, S. 434. 1899.

⁴⁾ BIEDERMANN, W.: Elektrophysiologie, S. 823ff. Jena 1895.

⁵⁾ GOTCH, F.: Philos. Transact., B, Bd. 178, S. 487. 1887.

⁶⁾ SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 190.

⁷⁾ SCHÖNLEIN, K.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 31, S. 449. 1895.

⁸⁾ Nach BAGLIONI, S.: Arch. ital. di biol. Bd. 67, S. 93. 1917.

⁹⁾ BAGLIONI, S.: Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol. u. Pathol. Bd. 8, S. 456. 1906.

¹⁰⁾ MARCUSE: Zitiert nach RÖHMANN, Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 423.

¹¹⁾ BUYTENDIJK, F. J. J.: Zitiert auf S. 916, Fußnote 5.

Mittelwerte für Torpedo in Proz.	Muskel frisch	El. Organ frisch	Muskelsaft	Saft des el. Organs	Blutserum
Wasser	77,96	91,50	97,53	94,00	91,70
Trockensubstanz	22,04	8,50	2,47	6,00	8,30
Gesamt-N	3,25	1,07	—	—	—
Wasserlöslicher Nichtprotein-N . .	0,90	0,80	—	—	0,91
Dieser N als Harnstoff berechnet .	1,92	1,71	—	—	1,94
Protein (berechnet)	14,50	2,25	—	—	—
Protein (direkt bestimmt)	—	—	1,63	0,98	2,74
Glykogen	0,14	0,09	—	—	—
Kalium	0,28	0,09	0,06	—	0,05
Natrium	0,15	0,43	0,33	—	0,85

fand bei älteren Tieren 0,031–0,051%, bei jüngeren 0,787–1,02% Glykogen (die höchste Zahl stammt von eben geborenen Tieren). Auffallend ist, daß das Organ im Gegensatz zum Muskel *viel Natrium* und wenig Kalium enthält und in dieser Hinsicht der Zusammensetzung des Serums nahesteht. Ferner enthält die Asche des elektrischen Organs durchschnittlich 28% Cl und 15% P₂O₅ [WEYL¹]; letzteres soll aus organisch gebundenem Phosphor (nicht Lecithin) stammen; außerdem finden sich Cholesterin und vielleicht auch Fette (RÖHMANN), Xanthinbasen höchstens in Spuren (BUYTENDIJK).

Die *Reaktion* des frischen, nichtgereizten Organs ist bei Torpedo und Gymnotus schwach alkalisch [BOLL, WEYL, MARCUSE²], bei Malopterurus neutral oder amphoter [DU BOIS-REYMOND³]. Die H-Ionenkonzentration scheint nicht untersucht zu sein. Postmortal stellt sich in Luft bei Torpedo und Malopterurus erst nach einigen Stunden bis Tagen, bei Gymnotus (unter dem Einfluß der Tropenhitze?) nach etwa 30 Minuten eine Säuerung ein. Nach Reizung des Organs durch Strychninreflexentladungen und durch Faradisieren tritt die Säuerung des Gymnotusorgans rascher ein [SACHS³]. Unter denselben Bedingungen läßt sich am Torpedoorgan, wenn ein Abtransport der sich bildenden Ermüdungsstoffe durch Ausschaltung der Zirkulation verhindert war, eine schwache Säuerung des tätigen Organs gegenüber dem ruhenden Organ nachweisen. Es scheint sich während der Erregungen eine organische Säure zu bilden, die möglicherweise mit Milchsäure zu identifizieren ist (MARCUSE, RÖHMANN). Eine Milchsäurebildung aus dem Glykogen wäre eine funktionelle Analogie der Entladung zur Muskelarbeit, wenn auch die Säuerung des elektrischen Organs weit geringer ist (wobei der Nachweis der Glykogenabnahme aussteht) — in Übereinstimmung mit der Bemerkung BAGLIONI, daß das elektrische Organ auf Momentan-, der Muskel auf Dauerleistung eingestellt sei. Die Säurebildung findet, wie sich mit der DRESERSchen Säurefuchsinmethode zeigen läßt, in den elektrischen Platten statt; das Bindegewebsgerüst bleibt alkalisch (RÖHMANN). Entgegen den Angaben von GRÉHANT und JOLYET⁴) wird die Harnstoffmenge im elektrischen Organ durch die Entladungen nicht gesteigert (MARCUSE, RÖHMANN). Ebenso wenig ist nach RÖHMANN ein Unterschied im Phosphorgehalt des Ätherextrakts von tätigem und ruhendem Organ vorhanden, während WEYL meist eine geringe Zunahme des löslichen Phosphors im gereizten Organ⁵) fand. Nach BUYTENDIJK⁶) ist der Aschegehalt im Saft gereizter und ungereizter

¹) WEYL, TH.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1884, S. 231.

²) Zitiert nach RÖHMANN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1893, S. 423.

³) SACHS, C.: Untersuchungen am Zitteraal, S. 70ff. u. 256.

⁴) GRÉHAUT u. JOLYET: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Paris, Ser. 9, Bd. 3, S. 687. 1891.

⁵) Nach RÖHMANN war WEYLs Methodik unzulänglich.

⁶) BUYTENDIJK: Zitiert auf S. 916, Fußnote 5.

Torpedoororgane gleich, dagegen ist der Gefrierpunkt im Saft des gereizten Organs erniedrigt (im Mittel von 2,128 auf 2,231): es müssen also durch die Reizung organische Stoffe freigeworden sein.

Der für Gewichts- und Zeiteinheit berechnete Sauerstoffverbrauch schwankt in ziemlich weiten Grenzen, da die Diffusion bei den verschiedenen großen Organstückchen vermutlich sehr ungleichmäßig war, und beträgt 6—18 cmm pro Gramm und Stunde; er ist also von derselben Größenordnung wie der peripherer Nerventeile. Durch direkte, alle 5 Sekunden wiederholte Reizung von einstündiger Dauer wurde der Sauerstoffverbrauch in den meisten Versuchen merklich, maximal bis 66% erhöht. Jedenfalls ist Sauerstoffzufuhr zur Erhaltung des überlebenden Torpedoororgans unentbehrlich: die bei Sauerstoffmangel gesunkene Schlaggröße und Erregbarkeit wird durch Sauerstoffzufuhr mehr oder weniger wiederhergestellt; ebenso wirkt Sauerstoffzufuhr nach Erstickung des Organs in Wasserstoff oder Kohlensäure; auch in der Kälte erzeugt Sauerstoffzufuhr eine Zunahme der Schlaggröße, nicht aber in der Wärme. Im übrigen scheint das Organ die geeignetsten Überlebensbedingungen in FÜHNERScher Lösung mit einem Harnstoffgehalt von 2,5% zu finden (BUYTENDIJK). Die kaum gestützte Annahme RÖHMANNs, daß eine den Eiweißkörpern nahestehende Substanz die unmittelbare Kraftquelle für die Elektrizitätsproduktion sein könnte, verliert durch den inzwischen geführten Glykogennachweis an Wahrscheinlichkeit. Die Mehrzahl dieser Befunde, vor allem der älteren, bedarf noch der Bestätigung und Erweiterung¹⁾.

13. Theorie der Stromerzeugung.

Die *Thermodynamik* der Organtätigkeit wurde von BERNSTEIN und TSCHERMAK²⁾ untersucht, um auf diesem Wege in das Wesen der Elektrizitätserzeugung bei der Entladung einzudringen. Sie gingen von der Überlegung aus, daß Konzentrationsketten sich bei der Stromerzeugung abkühlen und die notwendige Energie aus der Wärme der Umgebung entnehmen (sog. endotherme Ketten), während chemische Ketten sich meist erwärmen (exotherme Ketten) oder nahezu konstante Temperatur behalten und die Stromenergie ganz oder überwiegend aus chemischen Reaktionen beziehen. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß das elektrische Organ in vollständiger Ruhe keinen Strom hervorbringt und erst unter dem Einfluß der Reizung elektromotorische Kräfte entwickelt. Um das Organ in diesen Zustand zu versetzen, ist irgendeine Umwandlung seiner chemischen Konstitution erforderlich, die mit einer Wärmeströmung verbunden sein muß. Nach den Erfahrungen am Nerven braucht aber diese Umwandlungswärme nur gering zu sein. Leitet man die Entladungen des Organs nach außen durch einen Widerstand, so steigt die Temperatur des Organs entweder nur um einige tausendstel Grad C oder kühlt sich sogar deutlich ab, und zwar um so mehr, je stärker die abgegebenen Schläge sind. Wird dagegen die äußere Arbeitsleistung vermindert, indem das Organ kurz geschlossen wird, oder wird der Strom durch Abisolieren des Organs reduziert und auf innere Abgleichung beschränkt, so

¹⁾ In der Annahme, daß die elektrischen Organe infolge ihres Reichtums an motorischen Nervenendigungen eine erhebliche Menge von „rezeptiver Substanz“ enthalten könnten, untersuchte HERRING (Journ. of physiol. Bd. 52, S. 454. 1918/19) den Einfluß von Extrakten aus frischen und getrockneten Organen auf verschiedene Testobjekte, um die ELLIOTSche Hypothese zu prüfen, die besagt, daß die motorischen Nervenendigungen auf nervösen Reiz ein Hormon absondern, das auf die quergestreifte Muskulatur ähnlich wirkt wie Adrenalin auf die glatte Muskelfaser. Der Organextrakt beeinflusste aber Sartorius und Herz des Frosches sowie den Rattenuterus nicht anders als Fischmuskelextrakt.

²⁾ BERNSTEIN, J. u. A. TSCHERMAK: Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1904, S. 301; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 112, S. 439. 1906.

tritt niemals eine Abkühlung, sondern in beiden Fällen dieselbe Erwärmung ein. Diese Ergebnisse sollen es wahrscheinlich machen, daß eine chemische Stromwärme nicht vorhanden ist, d. h. das Organ wie eine endotherme Kette arbeitet. Zur Erzeugung der Stromenergie würde also zunächst die Umwandlungswärme, und wenn diese nicht genügt, die Wärme des Organs oder seiner Umgebung verwertet werden. MEYERHOF¹⁾ bezeichnet den Schluß, daß dieses Verhalten gegen eine chemische Stromerzeugung spräche, als unzulässig, da sogar eine reversibel arbeitende Brennstoffkette, in der z. B. Zucker oxydiert würde, sich bei Betätigung ebenso verhalten würde; immerhin sprechen nach MEYERHOF die Versuche in dem Sinne, daß ein recht beträchtlicher Teil der Gesamtenergie der Reaktion als elektrische Arbeit abgegeben werden kann. GARTEN²⁾ betont, daß die Abkühlung auch als Folge eines Assimilationsvorganges aufgefaßt werden könnte, der Wärme verbraucht und die beim Schlag freigewordene Wärme bindet. Die Gleichheit der Erwärmung bei Kurzschluß und Isolation des erregten Organs ist aber durch die GARTENSche Annahme nicht erklärt, wird vielmehr von BERNSTEIN und TSCHERMAK dahin gedeutet, daß die in beiden Fällen als gleichgroß zu betrachtende Umwandlungswärme im Falle des Kurzschlusses nicht durch eine chemische Wärme vermehrt wird.

Als weitere Stütze ihrer Anschauung, daß die *Entladung* auf einem *Konzentrationsstrom* beruhe, bezeichnen BERNSTEIN und TSCHERMAK, daß nach ihren Beobachtungen der Temperaturkoeffizient des Schlagstroms des Torpedoorgans zwischen 3 und 18° C positiv sei und die Kraft des Schlagstroms annähernd proportional der absoluten Temperatur steige (oberhalb 18° C sollen physiologische Einflüsse diese Gesetzmäßigkeit verdecken). BERNSTEIN greift also zu derselben Beweisführung wie bei seiner Erklärung der Ruhestrome. MEYERHOF³⁾ lehnt aber dieses Argument ab, da einerseits die gleiche Temperaturabhängigkeit für jede reversibel arbeitende galvanische Kette gelte, andererseits unbekannt sei, wie sich die Konzentration eines etwa auftretenden wirksamen Stoffwechselprodukts, z. B. des H-Ions, mit der Temperatur ändere. Den Einwand GARTENS⁴⁾, daß in diesen Versuchen nur der Gesamtwert der Galvanometerablenkung, nicht aber das Maximum der Potentialdifferenz oder der Intensität der einzelnen Schläge bei den verschiedenen Temperaturen bestimmt worden sei, erkennt BERNSTEIN⁵⁾ selbst an. Insbesondere können bei tiefer Temperatur — abgesehen vom gedehnten Verlauf — durch die *Multiplizität der auf Einzelreiz erfolgenden Schläge* in diesem Bereich kleine Temperaturkoeffizienten vorgetäuscht worden sein, während tatsächlich die Schlagspannung zwischen 7,5 und 5° C enorme Unterschiede aufweist [BUYTENDIJK⁶⁾]. Ein bindender Schluß ist aus den wenigen vorliegenden Daten nicht zu ziehen, und auch die spärlichen Angaben BUYTENDIJKS über die Schlagspannung zwischen 7,5 und 20° C ermöglichen keine Entscheidung, obschon auch sie gegen die Proportionalität mit der absoluten Temperatur zu sprechen scheinen. Da aber bei diesen Versuchen unter anderem die Erregbarkeit der nervösen Endorgane wesentlich mitspricht, scheint es zweifelhaft, ob sie überhaupt zur Lösung der aufgeworfenen Frage geeignet sind.

Schon die anatomische Betrachtung hat gelehrt, daß der muskuläre und der nervöse Teil der elektrischen Platte in enger Verbindung stehen. Die physio-

¹⁾ MEYERHOF, O.: Thermodynamik des Lebensprozesses. Handb. d. Physik. Bd. 11, S. 254. 1926.

²⁾ GARTEN, S.: Verhandl. d. dtsh. Naturf.-Ges. 1911, I, S. 171.

³⁾ MEYERHOF, O.: Zitiert auf S. 922, Fußnote 1.

⁴⁾ GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 187.

⁵⁾ BERNSTEIN, J.: Elektrobiologie, S. 118. Braunschweig 1912.

⁶⁾ BUYTENDIJK, F. J. J.: Zitiert auf S. 916, Fußnote 5.

logischen Erfahrungen zeigen übereinstimmend, daß im Laufe der Entwicklung der muskuläre Anteil seine Selbständigkeit eingebüßt hat: er ermangelt der direkten Erregbarkeit, wie aus den Degenerations-, Abkühlungs-, Ermüdungs- und Curareversuchen hervorgeht, und ist auch unfähig zur Erregungsleitung. Die zum ausgedehnten Erregungsorgan geformte *Nervenendausbreitung* ist also im Gegensatz zum Muskel zur *Entstehung einer Potentialdifferenz unentbehrlich*. Bei dem gleichartigen Bau der verschiedenen elektrischen Organe ist es sehr unwahrscheinlich, daß der muskuläre Plattenteil etwa nur ein Anhangsgebilde darstelle und der Schlag lediglich auf einer Spannungsschwankung der nervösen Endplatten beruht¹⁾. Auch die chemischen Befunde sprechen nicht in diesem Sinne. Vielmehr wird man annehmen dürfen, daß die Nervenplatte die ihr unmittelbar anliegende und mit ihr zu *funktioneller Einheit verschmolzene protoplasmatische Grenzschicht* in die Erregung einbezieht²⁾.

Auf Grund seiner *Membrantheorie* der Entstehung bioelektrischer Ströme hat BERNSTEIN³⁾ ein anschauliches Bild dieses Vorganges entworfen. Er betrachtet den myogenen Teil der Platte als einen Elektrolytbehälter, der von einer auf beiden Seiten semipermeablen Plasmahaut umgeben ist und nimmt an, daß die Membran für das Kation durchlässig und für das Anion nicht oder schwer

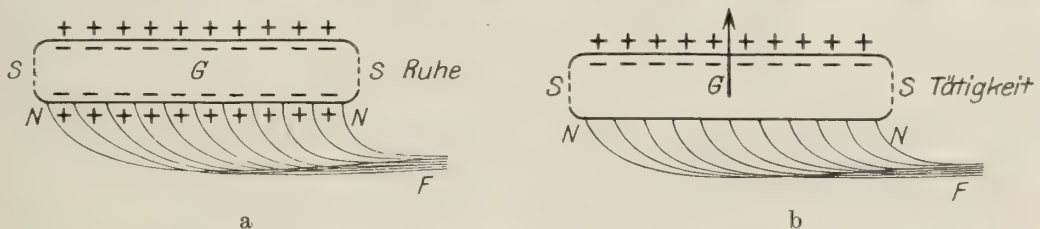


Abb. 330a u. b. Schema der elektrischen Zelle nach BERNSTEIN (Elektrobiologie S. 121. Braunschweig 1912). *G* muskulärer Teil der Platte. *SS* Seitenwände (die Unterbrechung der Erregungsleitung ist durch Strichelung angedeutet). *NN* Nervenendplatte. *F* Nervenfaser.

durchlässig ist (Abb. 330). Bei einer Erregung wird die Seite der Membran, die mit der Nervenplatte verbunden ist, für das Anion durchlässig; zwischen den entgegengesetzten Ladungen erfolgt auf der Nervenseite ein Ausgleich, und die elektrische Doppelschicht der anderen Seite erzeugt einen Strom in der Richtung der PACINischen Regel. Da die Erregung sich nicht von Platte zu Platte fortpflanzt — vermutlich weil, nach den früheren Ausführungen, die nicht mit der Nervenschicht verbundenen Plattenabschnitte unerregbar sind —, so kann eine zweite, der ersten entgegengerichtete (und sie schwächende) Stromphase nicht zustande kommen. Die Umwandlung der semipermeablen Schicht der Nervenseite in eine permeable würde dem exothermen, das Wirksamwerden der Konzentrationsdifferenz der anderen Seite dem endothermen Prozeß entsprechen. Nach der Darstellung v. TSCHERMAKS⁴⁾ besitzt der Elektrolytbehälter in der Ruhe eine dichte Grenzfläche und ist daher vollständig oder nahezu ladungslos; durch eine Vorerregung, die mit einem exothermen Prozeß verknüpft ist, wird die Phasengrenze elektiv gelockert, so daß eine bedeutende Grenzladung entsteht; nunmehr erst führt die eigentliche Erregung durch einseitige anelektive Permeabilitätssteigerung zum Auftreten der Potentialdifferenz zwischen Nerven- und Plattenseite, die sich bei Schluß der Kette als Strom abgleicht (Abb. 331).

¹⁾ Vgl. auch DU BOIS-REYMOND in C. Sachs' Untersuchungen am Zitteraal, S. 275ff.

²⁾ Siehe GARTEN, S.: Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3, 2. Hälfte, S. 186.

³⁾ BERNSTEIN, J.: Zitiert auf S. 922, Fußnote 5.

⁴⁾ TSCHERMAK, A. v.: Allg. Physiol. Bd. 1, S. 603 u. 612. Berlin 1924.

Die Art der beteiligten Ionen ist vorerst unbekannt (hier müßten mikrochemische Untersuchungen ansetzen). Bei *Malopterurus* würde man das umgekehrte Vorzeichen für den Ionenbelag innerhalb und außerhalb der Membran annehmen haben.

Es erscheint aber nicht ausgeschlossen, daß der Gegensatz zwischen *Malopterurus* und den offensichtlich der PACINischen Regel folgenden Fischen in anderer Weise aufzulösen ist. Wie nämlich KELLER¹⁾ zuerst in diesem Zusammenhang betont hat, färbt sich bei Behandlung des *Malopterurus*organs mit Goldchlorid nach der GOLGI-Methode die Trichterwand nebst Nachbarschaft und der Trichterstieler dunkelviolet, d. h. in demselben, nur etwas helleren Ton wie das Nervengewebe, während die übrige Plattensubstanz gar nicht oder kaum tingiert wird [BALLOWITZ²⁾]. Möglicherweise deutet dieser Unterschied in der Beschaffenheit auf eine funktionelle Sonderstellung des Trichtergewebes in dem Sinne, daß es

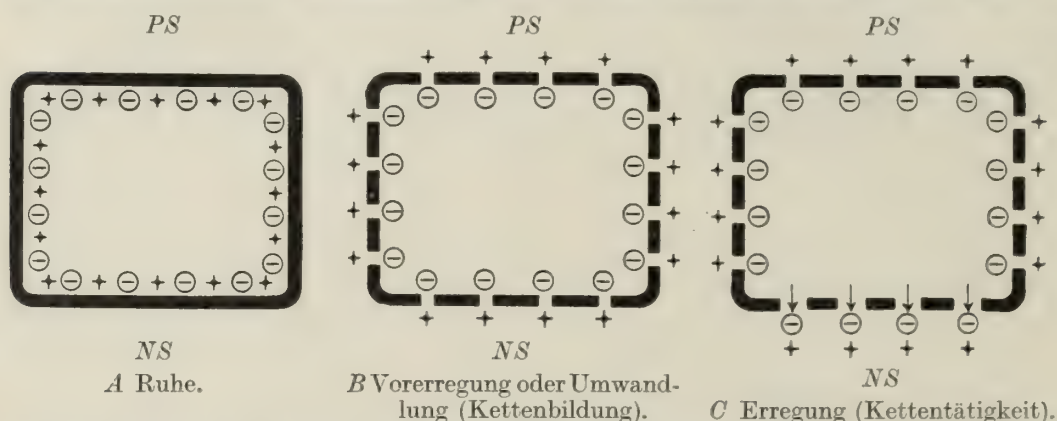


Abb. 331. Schema einer Grenzladung einer Zelle mit Kettenbildung durch Umwandlung im Vorerregungsstadium. *A* Stadium mit dichter Phasengrenze, ladungslos. *B* Stadium mit elektrischer Lockerung der Phasengrenze, Auftreten von Ladung. *C* Stadium mit einseitig (auf die Nerven eintrittsseite *NS* beschränkt) weitergehend bzw. anelektiv gelockerter Phasengrenze, Auftreten einer *PD* zwischen der oberen Seite (Plattenseite *PS*) und der unteren (*NS*). Abgleichung und Entladung bei Herstellung einer leitenden Verbindung zwischen *PS* (+) und *NS* (-). (Nach A. v. TSCHERMAK.)

die Leitung und Ausbreitung der Erregung vom Nervenendknopf auf die Vorderfläche der Platte vermittelt. Diese Vermutung wird durch die Angabe von BALLOWITZ³⁾ bestärkt, daß die vordere Stäbchenschicht, die das zentrale Trichterfeld und die Peripherie gleichmäßig überzieht, den Stäbchen der elektronegativen Plattenseite von *Torpedo*, *Raja* und in gewisser Hinsicht auch von *Gymnotus* in hohem Grade ähnelt. Nach dieser Anschauung würde also die Erregung durch ein „Verbindungsgewebe“ ungewöhnlicher Ausdehnung auf die dem Nervenende gegenüberliegende Seite übertragen und die erregte Plattenfläche wie bei den anderen Fischen, entsprechend dem BERNSTEINischen Schema, negativ werden⁴⁾.

Dagegen ist die Vorstellung KELLERS, das elektrische Organ bestehe aus einer Reihe hintereinandergeschalteter Plattenkondensatoren und der elektrische Schlag beruhe auf dem Ausgleich der auf diesem angesammelten statischen Ladungen, abzulehnen, zumal da gerade der dem Schläge folgende Reststrom

¹⁾ KELLER, R.: Die Elektrizität in der Zelle, S. 136. Wien u. Leipzig 1918.

²⁾ BALLOWITZ, E.: Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses, S. 57 f. Jena 1899.

³⁾ BALLOWITZ, E.: Das elektrische Organ des afrikanischen Zitterwelses, S. 66. Jena 1899.

⁴⁾ In ähnlicher Weise hatte M. SCHULTZE irrtümlich angenommen, daß die Nervenendigungen selbst an die Vorderseite der *Malopterurus*platte gelangen (Abhandl. d. Naturf.-Ges. zu Halle, Bd. 4, S. 313. 1858).

eine kontinuierliche Elektrizitätsbewegung an einem unverletzten Organ darstellt, deren Nachweis KELLER allgemein auszustehen schien. Auch die Molekularhypothese DU BOIS-REYMONDS kann an diesem Objekt wie auf anderen Gebieten als überholt gelten und bedarf keiner Erörterung, da sie außerstande ist, sich den Beobachtungen anzupassen.

Gegenwärtig dürfte die Membrantheorie dem Stand der Kenntnis angemessen sein¹⁾. Insbesondere erklärt sie den *Reststrom* in einfacher Weise als nachbleibende Permeabilitätserhöhung der Membran, die erst allmählich durch assimilative Vorgänge beseitigt wird. Neben dieser Ermüdung der Membran, in der sich bei jeder Erregung die besprochene Umwandlung vollziehen müßte, würde die Erschöpfung des Organs besonders auf dem Elektrolytverlust beruhen, den die Platte bei jedem Schlage und während der Dauer der erhöhten Durchlässigkeit erleidet [BERNSTEIN²⁾]. Der Schlagvorrat würde demnach wesentlich von der verfügbaren Elektrolytmenge abhängen — und tatsächlich besitzt der ausdauerndste Fisch, der Gymnotus, die dicksten Platten, d. h. den umfangreichsten Elektrolytbehälter. Die Erholung der Schlagfähigkeit erschöpfter Tiere ist also nicht nur an die Wiederherstellung der ursprünglichen Membrandichte, sondern auch an die Auffüllung des Elektrolytbestandes geknüpft. Jedenfalls bedürfen die bisherigen Erfahrungen der Ergänzung durch physikochemische Untersuchungen, die auch für das Wesen des Erregungsprozesses wichtige allgemeine Ergebnisse versprechen.

¹⁾ Dieser Satz ist allerdings dahin einzuschränken, daß es sich nicht ausschließlich um Ionensiebpotentiale handeln muß, sondern auch diphasische Kräfte beteiligt sein können (vgl. den einschlägigen Artikel von M. CREMER in diesem Bande des Handbuchs).

²⁾ BERNSTEIN, J.: Zitiert auf S. 922, Fußnote 5.

Die sekundären Wirkungen zugeführter Elektrizität.

Von

HANS ROSENBERG

Berlin.

Zusammenfassende Darstellungen¹⁾.

REMAK, R.: Galvanotherapie der Nerven- und Muskelkrankheiten. Berlin 1858. — BEARD u. ROCKWELL: A pract. treatise on the med. and surg. uses of electricity including localized and general electrization. Neu York 1871. — DUCHENNE, G. B. (de Boulogne): De l'électrisation localisée. 3. Aufl. Paris 1872. (Darin eine Übersicht der Arbeiten des Autors.) — ROSENTHAL, J. u. M. BERNHARDT: Elektrizitätslehre für Mediziner und Elektrotherapie. Berlin 1884. — ZIEMSEN, H. v.: Die Elektrizität in der Medizin. 5. Aufl. Berlin 1887 (ältere Lit.). — ONIMUS, E. u. CH. LEGROS: Traité d'électricité médicale. 2. Aufl. Paris 1888. — ZIMMERN, H.: Elements d'électrothérapie. Paris 1906. — FRANKENHÄUSER, F.: Die physiologischen Grundlagen und die Technik der Elektrotherapie. Stuttgart 1906. — Elektrizität und Licht in der Medizin. 8 Vorträge, herausgegeben vom Zentralkomitee für das ärztliche Fortbildungswesen in Preußen. Jena 1909. — Handbuch der gesamten medizinischen Anwendungen der Elektrizität. Herausgeg. von H. BORUTTAU u. L. MANN. Bd. 1 u. 2 (1. u. 2. Hälfte). Leipzig 1909/11. — WERTHEIM-SALOMONSON, J. K. A.: Allgemeine Elektrotherapie. Handb. v. Boruttau u. Mann, Bd. 1, 2. Hälfte. 1911. — DELHERME u. LAQUERRIÈRE: Electrologie. Bd. 31 du Traité de patholog. méd. etc. 2. Aufl. Paris 1927. — GUILLEMINOT, H.: Électricité méd., électrologie et radiol. Paris 1922. — KOWARSCHIK, J.: Elektrotherapie. 2. Aufl. Berlin 1923. — COHN, T.: Leitfaden der Elektrodagnostik und Elektrotherapie. 7. Aufl. Berlin 1924. — LUZENBERGER, A. v.: Die Franklinische Elektrizität in der medizinischen Wissenschaft und Praxis. Leipzig 1905. — ROUSSEL: La Franklinisation réhabilitée. Paris 1904. — BAEDERER, J.: Die Arsonvalisation. Wien 1902. — DANILEWSKY, B.: Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität. Leipzig 1902. — BERGONIE, J.: Medizinische Anwendung der Hochfrequenzströme. Handb. v. Boruttau u. Mann, Bd. 2, 2. Hälfte. 1911. — SCHNÉE, A.: Kompendium der Hochfrequenz. 1919. — MORSE, F. H.: Low volt currents of physiotherap.; physics, effects, technic. 1926. — HELLPACH, W.: Die geopsychischen Erscheinungen. 3. Aufl. Leipzig 1923. — STERN, K.: Elektrophysiologie der Pflanzen. Berlin 1924 (Lit.). — FRANZE, P. C.: Technik, Wirkungen und Indikationen der Hydro-Elektrotherapie bei Anomalien des Kreislaufes. München 1905. — STEFFENS, P.: Über den Einfluß elektrischer Ströme auf den Blutkreislauf des Menschen. Leipzig 1908. — STRUBELL, A.: Das Wechselstrombad. Dresden u. Leipzig 1913 (Lit.). — RUMPF: Die Behandlung der Herz- und Gefäßkrankheiten mit oszillierenden Strömen. Jena 1915. — GALLI, G.: Elektrotherapie der inneren, speziell Herzkrankheiten. Handb. v. Boruttau u. Mann, Bd. 2, 2. Hälfte. 1911. — LEDUC, St.: Die Ionen- oder elektrolytische Therapie. Leipzig 1905. — MEISSNER, P.: Elektrolyse; Kataphorese; Galvanokaustik. Handb. v. Boruttau u. Mann, Bd. 2, 2. Hälfte. 1911. — BRAUD, F.: La mort et les accidents causés par les courants électriques de haute tension. Lyon-Paris 1893. — KRATTER, J.: Der Tod durch Elektrizität. Leipzig u. Wien 1896. — JELLINEK, St.: Elektropathologie. Stuttgart 1903; Atlas der Elektropathologie. Berlin u. Wien 1909; Der elektrische Unfall. Leipzig u. Wien 1925; Spurenkunde der Elektrizität. Elektrophysiographie. Leipzig u. Wien 1927;

¹⁾ Von den zahlreichen Lehrbüchern sind nur einige grundlegende ältere und wenige neuere Werke aufgezählt worden; eine auch nur annähernd vollständige Übersicht zu geben, ist nicht bezweckt.

Handb. der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IV, Teil 12, Gerichtliche Medizin. Berlin u. Wien 1927. — BATTELLI, F.: Fulguration in Richets Dictionnaire de Physiologie Bd. 6. 1904. — WENDRINER: Über Unfälle durch el. Starkstrom. Inaug.-Diss. Berlin 1905. — SCHUMACHER: Unfälle durch elektrische Starkströme. Wiesbaden 1908. — BATTELLI, F.: Die Schädigungen durch Elektrizität. Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektrizität v. Brutttau u. Mann, Bd. 1. Leipzig 1909. — WEISS, G. (mit ZACON u. GUÉRY): Sur les effets physiologiques des courants électriques. Paris 1912. — RODET, J.: Actions physiologiques et dangers des courants électriques. Paris 1917. — BEITZKE, H.: Pathol. anat. Diagnostik an der Leiche, Kap. VI. Tod durch Elektrizität. München 1926. — STAEHELIN, R.: Erkrankungen aus äußeren physikalischen Ursachen. Handb. d. inneren Medizin Bd. 4, 2. Hälfte. Berlin 1927. — SESTIER: De la foudre. Paris 1866. — KÄHLER, K.: Die Elektrizität der Gewitter. Berlin 1924. — GÖCKEL, A.: Das Gewitter. 3. Aufl. Berlin u. Bonn 1925. — ANGENHEISTER, G.: Atmosphärische Elektrizität. Handb. d. Physik Bd. 14, 1927. — *Spezielle Zeitschriften*: Zeitschr. f. Elektrotherapie (anfangs als Beiblatt zum Zentralbl. f. Nervenheilk. u. Psychiatrie) Bd. 1, 1899 bis Bd. 11. 1909. — Zeitschr. f. med. Elektrol. (ab 1910 beginnend mit Bd. 12 als Fortsetzung der Zeitschr. f. Elektrotherapie, mit Bd. 14, 1912—1917, abgeschlossen). — Arch. f. physikal. Med. u. med. Techn. Bd. 1—8. — Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie (zugleich Fortsetzung der Zeitschr. f. diätet. u. physikal. Therapie). Eine ausschließlich der Elektrologie dienende Zeitschrift besteht gegenwärtig in Deutschland nicht. Zahlreiche, bes. kasuistische Angaben in der Deutschen Zeitschrift für die gesamte gerichtliche Medizin. — Arch. of radiol. a. electrotherapy — Ann. d'électrobiol. et de radiol. — Arch. d'électricité méd.

Einleitung.

Bei der Schilderung der Tätigkeit der elektrischen Organe¹⁾ ist die Wirkung der Entladungen der Zitterfische auf die von ihnen getroffenen Organismen, einschließlich des schlagenden Tieres, selbst berührt worden, und im Zusammenhang mit der sog. Immunität der elektrischen Fische gegen ihren eigenen Schlag wurde auch das Verhalten dieser Tiere und ihres elektrischen Organs gegen zugeleitete künstliche Ströme erwähnt. Wie die allgemeine Frage nach der Entstehung tierischer Elektrizität zur Betrachtung der elektrischen Organe führt, so mündet die Biologie des Zitterfischschlages in das umfassende Problem der Wirkung zugeführter Elektrizität.

Ob die Lebewesen einem *ständigen modifizierenden Einfluß elektrischer Vorgänge der Umwelt* unterliegen, mag noch als unentschieden gelten²⁾. Immerhin sind gelegentliche Reaktionen auf intensive elektrische Störungen der Atmosphäre wahrscheinlich. Allbekannt schließlich ist der gewaltsame Effekt, den der als Blitzstrahl erfolgende Ausgleich natürlicher Potentialdifferenzen im Organismus setzen kann. Durch die wissenschaftlich-technische Ausgestaltung der Elektrizitätserzeugung und -anwendung ist der Schwerpunkt des Problems selbstverständlich auf andere Gebiete verlegt worden.

Aus der Vielfalt der in diesen Bereich gehörenden Erscheinungen sollen an dieser Stelle die *sekundären Wirkungen* herausgehoben werden. Zu diesem Zwecke ist eine Abgrenzung des genannten Begriffes erforderlich, die jedoch hier nicht prinzipiell, sondern nur sachdienlich vollzogen wird. Bezeichnen wir nämlich die initialen physikochemischen Veränderungen — welche immer es sein mögen — als primäre Wirkungen der Elektrizität, so dürfen schon die ersten

¹⁾ ROSENBERG, H.: Elektrische Organe. Dieses Handb. diesen Band.

²⁾ Vgl. KESTNER, O.: Die physiologischen Wirkungen des Klimas. Handb. d. Physiol. Bd. 17, S. 526ff. — HOFFMANN, R. W.: Periodischer Tageswechsel und andere biologische Rhythmen bei den poikilothermen Tieren. Ebenda S. 657. — STOPPEL, R.: Tagesperiodische Erscheinungen bei Pflanzen. Ebenda S. 659ff. — Ferner: LODE: Handb. d. Hyg. (RUBNER, GRUBER, FICKER) Bd. 1, S. 474ff. — HELLPACH, W.: Die geopsychischen Erscheinungen. 3. Aufl. Leipzig 1923, S. 11 u. 100. — DORNO: Luftelektrizität. Tabulae biologicae Bd. 2, S. 110. Berlin 1925. — LOEWY, A.: Der heutige Stand der Physiologie des Höhenklimas, S. 16. Berlin 1926. — DUGGE, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 218, S. 291. 1927.

physiologischen Folgen — wie sie sich auch darbieten — als sekundäre Wirkungen betrachtet werden. Umgekehrt wären manche Stromeinflüsse, die man zumindest als wichtige Nebenwirkungen anerkennen muß (wie z. B. Verkohlungen usw.) als primäre, unter Umständen zunächst reaktionslos erfolgende Geschehnisse zu deuten. Da aber die direkten Erregungs- und Hemmungserscheinungen des elektrischen Reizes überwiegend bei den einzelnen Organen abgehandelt werden, so scheint es gegeben, als sekundäre Wirkungen die *indirekten Folgen* zu besprechen, die am *Gesamtorganismus*, der die vollkommene Auswirkungsmöglichkeit bietet, beobachtet werden, und Untersuchungen an isolierten Teilen höchstens ergänzend heranzuziehen. Solche Prozesse, in denen die Elektrizität lediglich als Hilfsmittel für andersartige, insbesondere pharmakologische Beeinflussung dient (Kata- und Iontophorese), werden an anderer Stelle besprochen¹⁾. Auch sonstige, rein lokale Veränderungen und schließlich die physikochemischen Vorgänge beim Stromdurchgang überhaupt können nur gestreift werden²⁾.

Der Übersicht halber seien folgende sekundäre Einwirkungen der Elektrizität (und des Magnetismus) unterschieden: 1. allgemeine, die sich in komplexen Äußerungen der Lebenstätigkeit manifestieren (Fortpflanzung, Entwicklung, Wachstum, Stoffwechsel, Motorik usw.); 2. spezielle, denen ein vorwiegender Einfluß auf bestimmte Organ- oder Funktionssysteme zugrunde liegt (Herz nebst Kreislauf, Nervensystem mit Erfolgsapparaten usw.). In beiden Reihen wird der Einfluß der verschiedenen Elektrizitätsarten abgehandelt. Selbstverständlich sind die Grenzen nicht immer scharf zu ziehen und werden gelegentlich zugunsten einheitlicher Darstellung durchbrochen.

I. Allgemeine Wirkungen.

1. Gleich- und niederfrequente Wechselströme.

Eine Ganzheitsreaktion im strengsten Sinne zeigt der Einzeller, bei dem sich die gesamte Regulation auf den gesetzten Reiz innerhalb derselben kleinsten Lebensinheit abspielen muß, die der Reiz angreift. Unter Übergehung der Galvanotaxis der Bakterien und Protisten, die ihren Platz bei den statischen Funktionen findet³⁾, seien zunächst die Wirkungen von gleich- und niederfrequenten Wechselströmen auf *Lebensfähigkeit* und *Wachstum der Mikroorganismen* geschildert.

Besonders in den älteren Gleichstromversuchen überwiegt der *Einfluß elektrolytischer Produkte* (vor allem der Anode), die mehr oder weniger rasch zum Absterben der Bakterien führen⁴⁾.

Aber auch bei Benutzung von unpolarisierbaren Elektroden oder von gewöhnlichen Wechselströmen, die höchstens unbedeutende elektrolytische Zer-

¹⁾ Vgl. besonders Bd. 4 ds. Handb. — Elektrokultur bei Pflanzen usw. siehe STERN, K.: Elektrophysiologie der Pflanzen, S. 146ff. Berlin 1924.

²⁾ Einzelheiten in zahlreichen Darstellungen und Lehrbüchern, z. B. bei FRANKENHÄUSER, F.: Die physiologischen Grundlagen und die Technik der Elektrotherapie. Stuttgart 1906. — WERTHEIM-SALOMONSON, J. K. A.: Allgemeine Elektrotherapie in Boruttau-Mann, Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektrizität, Bd. 2, 2. Hälfte, S. 411ff. Leipzig 1911.

³⁾ Siehe KÖHLER, O.: Galvanotaxis, Handb. d. Physiol. Bd. 11, S. 1027. Dasselbst auch Angaben über die Galvanotaxis höherer Tiere.

⁴⁾ Vgl. PROCHOWNIK, L. u. L. SPAETH: Dtsch. med. Wochenschr. 1890, S. 564. — APOSTOLI u. LAQUERRIÈRE: Berlin. klin. Wochenschr. 1890, Nr. 22. — KRÜGER, S.: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 22, S. 191. 1893. — MOLLER, F. J.: Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, Ref. Bd. 3, S. 110. 1897. — Einige Angaben über derartige Versuche zur Desinfektion von Trink- und Abwässern s. bei M. KLEIBER: Biochem. Zeitschr. Bd. 160, S. 312. 1925. — Ferner CHEVRIER, D. u. M. SALLES: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 185, S. 230. 1927.

setzungen bedingen, sind *Nebenwirkungen* (Erwärmung, Einwanderung von Elektrodenflüssigkeit und andersartige Veränderungen des Nährbodens) zu berücksichtigen.

Unter Ausschluß der Elektrolyse fand KRÜGER¹⁾, daß Gleichstrom einer Dichte von 0,24 mA/qmm, die allerdings schon während der ersten 24 Stunden auf 0,06 mA/qmm sank, *Pyocyaneus*-, *Prodigosus*- und *Cholera*keime selbst in 5 Tagen nicht abtötete, so daß bei Abimpfen Wachstum eintrat. Während der Durchströmung war allerdings die Vermehrung von *Prodigosus* und *Pyocyaneus* gehemmt bis zu Stromdichten von etwa 0,04 mA/qmm abwärts und setzte auch nach Abschalten des Stromes auf dem durchflossenen Nährboden — je nach der Durchströmungsdauer (24 bzw. 48 Stunden) — nur zögernd oder gar nicht mehr ein; bei 0,01 mA/qmm war die Vermehrung verzögert, besonders an der Anodenseite — bei *Pyocyaneus* durch fehlende Farbstoffbildung erkennbar — und nach 72 Stunden gehemmt. Aber nach Übertragen von den sichtlich veränderten auf frische Nährböden erfolgte, wie erwähnt, nach einiger Zeit stets kräftiges Wachstum. Bei 0,003–0,0015 mA/qmm schien das Wachstum während der Durchströmung gelegentlich sogar üppiger als in den Kontrollen.

THIELE und WOLF²⁾ meinen, daß die von KRÜGER beobachtete Wachstumschädigung nur auf Eiweißfällung in den Nährböden beruht, da sie selbst durch Gleich- oder üblichen Wechselstrom von 2–3 mA/qmm Wachstum, Farbbildung und Virulenz ungeschwächt sahen, wenn Elektrolyse und Erhitzung vermieden wurde (*Coli*, *Pyocyaneus*, Milzbrandbac., Mäusetyphus). SCHIEBLICH und SCHULZE³⁾ gelang der einwandfreie Nachweis, daß technischer Wechselstrom von 0,003 mA/qmm Dichte und ca. 1 Volt/cm Spannungsabfall auch bei gleichbleibender Temperatur des Kulturmediums das Wachstum von Mikroben begünstigt: in Kulturen langer Milchsäurebacillen wird die Keimzahl bedeutend erhöht; bei *Bact. asteriforme* sind nach 72stündiger Durchströmung die Keime nicht nur zahlreicher, sondern auch beweglicher als in den Kontrollen; *Bac. vulgatus* bildet auf der Elektrokultur in 120 Stunden eine doppelt so schwere Haut wie auf der Vergleichskultur.

Während des Durchgangs eines technischen Wechselstroms von 0,07 bis 0,08 mA/qmm Dichte und 3–4 Volt/cm Spannungsgefälle wird die Gärtätigkeit lebender Hefezellen nicht gehemmt, während ebenso starker Gleichstrom die Gärung beträchtlich hintanhält; es handelt sich aber nicht um eine spezifische Wirkung des Gleichstroms auf die Hefezellen, sondern es findet eine Veränderung des Gärmediums statt, die seine Gärfähigkeit vernichtet und die Hefezellen abtötet. Auch wird die thermische Abtötungsgrenze der Hefe nicht herabgesetzt, wenn die Erhitzung statt durch äußere Wärmezufuhr durch einen das Gärgut passierenden Gleich- und Wechselstrom von 16 Volt/cm Spannungsabfall vorgenommen wird [KLEIBER⁴⁾].

Bei einer Dichte, die 1–2 Zehnerpotenzen geringer als in den KLEIBERschen Versuchen zu veranschlagen ist, steigert fünfzigperiodiger Wechselstrom nach HÄGGLUND⁵⁾ die Gärtätigkeit (Zymasewirkung) lebender Hefe (bei Übereinstimmung von p_H und Temperatur mit den Kontrollen); die anfangs erheblich, mitunter bis auf das Doppelte erhöhte Reaktionsgeschwindigkeit sinkt aber allmählich zur Norm herab (Hemmung der Stromwirkung durch zunehmende Säuerung?). Allerdings wird auch die Zymasewirkung abgetöteter Hefe durch Wechselstrom in den ersten Stunden um etwa ein Drittel vermehrt [PALLADIN

¹⁾ KRÜGER, S.: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 22, S. 191. 1893.

²⁾ THIELE, H. u. K. WOLF: Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh. Abt. 1, Orig. Bd. 25, S. 650. 1899.

³⁾ SCHIEBLICH, M. u. M. SCHULZE: Biochem. Zeitschr. Bd. 168, S. 192. 1926.

⁴⁾ KLEIBER, M.: Biochem. Zeitschr. Bd. 160, S. 312. 1925.

⁵⁾ HÄGGLUND, E.: Biochem. Zeitschr. Bd. 70, S. 164. 1915. H. benutzte Ströme von 4–90 mA und 150 ccm Lösung.

und MILLAK¹⁾]. Die Carboxylase der toten und lebenden Zelle wird durch den Strom nicht merklich angeregt (Brenztraubensäure wird auch ohne Fermentzusatz durch Wechselstrom etwa derselben Dichte in geringem Umfange unter CO₂-Bildung zerlegt. HÄGGLUND). Eine gesteigerte Lebenstätigkeit der Zelle ist vielleicht auch aus der Angabe MOLLERS²⁾ zu folgern, daß mit Gleichstrom behandelte Hefekulturen einen um 1% größeren Stickstoffgehalt aufwiesen als die Kontrollen (die durch äußere Heizung etwa auf die vom Strom erzeugte Temperatur gebracht wurden).

Doch sind MOLLERS Ergebnisse durch die Mitwirkung der Elektrolyse getrübt, die offenbar bewirkte, daß bei gewöhnlicher Temperatur gezogene Hefe schon bei 0,01 mA/qmm Dichte in ihrer Vermehrung und Gärtätigkeit beeinträchtigt wurde. Bei wiederholter Durchströmung von zunehmender Stärke konnten die Zellen an eine Dichte von 0,024 mA/qmm gewöhnt werden. Möglicherweise erfolgte nicht nur eine Anpassung an die chemische, sondern auch an die thermische Änderung des Milieus (die in diesen Versuchen nicht beseitigt wurde), denn bei höherer Temperatur gezüchtete Hefekulturen besaßen eine gesteigerte Resistenz gegen die Schädigungen durch den Strom. Die Frage der *Gewöhnung an den Strom* selbst ist unter diesen Umständen nicht beantwortet.

Durch eine 12stündige energische faradische Behandlung mit einem kleinen RUHMKORFFSchen Induktionsapparat werden Bacill. subtilis und verwandte Formen nicht geschädigt; während des Faradisierens stehen die Stäbchen still parallel den Stromlinien; sobald der Strom abgeschaltet wird, beginnen sie sich zu bewegen³⁾.

Im Gegensatz zu der bemerkenswerten Festigkeit der Bakterien besitzen zahlreiche Amöben und Infusorien eine ziemliche Empfindlichkeit gegen elektrische Ströme. Schon KÜHNE⁴⁾ hatte beobachtet, daß Amöben nach wiederholten Einzelinduktionsschlägen die Pseudopodien — zunächst an den Ein- und Austrittsstellen des Stromes — allmählich einziehen, bei einiger Verstärkung des Stromes unter Annahme der Kugelform jede Bewegung einbüßen und schließlich bei weiterer Verstärkung der Schläge unter Austritt eines Gerinnsels platzen. Auch bei Stentor erfolgt auf einzelne schwache Induktionsschläge eine Kontraktion des ganzen Körpers, der eine eiförmige Gestalt annimmt; diese Zusammenziehung löst sich um so langsamer, je heftiger der Reiz war; bei einzelnen sehr starken Induktionsschlägen entsteht eine Kugelform, in der der Organismus verharret, um allmählich zu zerfallen. Während mäßig starken Tetanisierens buchtet sich das Protoplasma des kuglig kontrahierten Stentors schon sehr bald an einer Stelle vor und tritt allmählich in einzelnen Stücken heraus [während das Peristom und seine Wimperbewegung noch längere Zeit erhalten bleibt⁵⁾]. Paramäcien zeigen auf einzelne mittelkräftige Induktionsschläge zunächst an der Anodenseite plötzliche Wendung der Cilien und Änderung ihrer Schlagrichtung, scharfe Zusammenziehung des Ektosarks und Auswerfen der Trichocysten; bei stärkeren Schlägen dieselben Vorgänge auch an der Kathodenseite,

¹⁾ PALLADIN, W. u. G. MILLAK: Zeitschr. f. Gärungsphysiol. Bd. 4, S. 323. 1914. (Dasselbst auch weitere Literatur über die Einwirkung des elektrischen Stromes auf Fermente.) Die Arbeit enthält keine näheren Angaben, aus denen sich die angewandte Stromdichte entnehmen ließe. In der Tabelle zu dem angezogenen Versuch 7 finden sich einige Druck- bzw. Rechenfehler, die aber aus anderen Angaben berichtigt werden können.

²⁾ MOLLER, F. J.: Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, Ref. Bd. 3, S. 110. 1897.

³⁾ LORTET, L.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 122, S. 892. 1896.

⁴⁾ KÜHNE, Unters. über d. Protoplasma u. d. Kontraktilität. Leipzig 1864.

⁵⁾ ROESLE, E.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2, S. 138. 1903.

bei stärksten am ganzen Körper: gleichzeitig Verlust der ursprünglichen Gestalt und Zerfall des Tieres in Stücke¹⁾.

Im Gegensatz zu diesen und anderen Protisten (wie Aktinosphäerium) reagiert z. B. Orbolites, ein mit langen Pseudopodienfäden versehenes Polythalam, weder auf einzelne Induktionsschläge noch auf Faradisieren [ebenso auch einige andere Formen²⁾]. Wie VERWORN meint, ist das träge Plasma gegen kurze Reize unempfindlich, da Orbolites auch auf galvanische Stromstöße erst bei einer Fließdauer von etwa 0,5 Sek. Dauer zu antworten beginnt.

Die meisten untersuchten Protisten reagieren aber prompt, viele Infusorien sogar ungemein rasch auf konstante Ströme, und zwar schon bei Intensitäten, die anscheinend die Existenzfähigkeit in keiner Weise schädigen. Die Beobachtungen, die wohl sämtlich mit unpolarisierbaren Anordnungen gewonnen sind, erlauben allerdings nur selten eine quantitative Auswertung. Auch fehlen Mitteilungen über Stimulation usw., und die Angaben beschränken sich nahezu ausschließlich auf Veränderungen der Leibessubstanz, die von den Autoren zur Erklärung der galvanotaktischen Erscheinungen herangezogen werden. Gemäß der hiesigen Fragestellung werden die Reizreaktionen im allgemeinen und die polaren Richtungsbewegungen im besonderen nur als Begleitumstände gewertet und die Protoplasmaänderungen, die meist erst bei stärkeren Strömen auftreten, in den Mittelpunkt gestellt. Bei Amöba proteus bewirkt die Schließung des konstanten Stromes an der Kathode das Vorfließen eines breiten hyalinen Pseudopodiums und an der Anode das Einschrumpfen des Protoplasmas, das gleichzeitig einen unebenen Umriß bekommt und getrübt wird. Dieser Vorgang ist besonders deutlich beim Stromwenden in der breiten hyalinen Protoplasma-kuppe des ehemals kathodischen Endes zu erkennen, dessen Ausbreitung augenblicklich still steht: das hyaline Protoplasma wird nach und nach von zahllosen kleinen blassen Vakuolen erfüllt, beginnt sich, während es allmählich eine schaumige Struktur annimmt, zu kontrahieren und wird von der Anode weg mit dem ganzen Organismus nach der Kathodenseite hingezogen: gleichzeitig wird die Oberfläche der zusammenschrumpfenden Protoplasma-masse zerfranst und höckrig. VERWORN bezeichnet das Wabigwerden des vorher homogenen Hyaloplasmas, das sich namentlich bei starken Strömen sehr deutlich entwickelt, als eine typische kontraktorische Erregungserscheinung. Nach längerem Fließen solcher Ströme befindet sich die Amöbe nach der Öffnung beträchtliche Zeit in einem Zustand herabgesetzter Beweglichkeit. Die kontraktorische Schließungserregung kann aber auch an der Kathode liegen (z. B. bei Hyalopus Dujardinii) oder auch an beiden Polen, wenn auch in verschieden starkem Maße, auftreten (z. B. bei Aktinosphärium und Obolites), so daß sich schon bei den Rhizopoden alle Reaktionsmöglichkeiten finden (selbst wenn die ebenfalls wechselnden Öffnungserregungen außer Betracht bleiben). Bei sehr starken Strömen unterliegt die gesamte Protoplasma-masse der Amöbe, ausgehend von kontraktorisch erregten Stellen, einem körnigen Zerfall³⁾.

Ähnlichen Veränderungen begegnet man auch bei Infusorien. Bei Paramäcien entsteht schon bei schwächeren Strömen (unter 1,0 mA) eine Verbreiterung des der Kathode zugekehrten (vorderen) Körperendes, während bei etwas stärkeren Strömen der anodische (hintere) Körperpol sich bis zur Zipfelform verjüngt: das Endoplasma wird nach vorn gedrängt und der übrige Körper auf dieselbe Breite ausgedehnt wie das kathodische Ende. Bei Schluß solchen verhältnismäßig

¹⁾ STATKEWITSCH, P.: Le Physiologiste russe Bd. 3, S. 1. 1903.

²⁾ VERWORN, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 62, S. 415. 1896.

³⁾ VERWORN, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 46, S. 267. 1890; Bd. 62, S. 415. 1896; Bd. 65, S. 47. 1897.

starken Stromes werden an dem Anodenende die Trichocysten herausgepreßt. Durch Ströme von etwa 2,0 mA werden Paramäcien in 10 Minuten schwer geschädigt und zum überwiegenden Teil vernichtet. Beim Absterben erheben sich hyaline Blasen über die Körperoberfläche, die zum Teil zerreißen, und der Körper zerfließt in einzelne Körnchen von der Anodenseite ausgehend über den Rest des Tieres hin. Das gleiche gilt für verschiedene andere Ciliaten. Schwerbewegliche Protisten (wie *Bursaria truncatella*) haben, besonders bei starken Strömen, keine Zeit, ihre Achse in die Stromrichtung einzustellen, der Zerfall ergreift daher jede beliebige Seite des Körpers, die im Augenblick der Stromschließung der Anode zugekehrt ist¹⁾.

Bei *Opalina ranarum* wird nach Schließung eines starken Stromes (etwa von 2,5 mA aufwärts; WALLENGREN) der kathodische Rand zuerst heller und stärker lichtbrechend, indem das körnige Protoplasma und die Zellkerne vom Rand mehr und mehr zurückweichen; dort schießen kleine hyaline Bläschen auf, die Wimpern werden zerstört, der Umriß wird uneben, und es setzt ein körniger Zerfall des Protoplasmas ein, der langsam gegen die Anode vorschreitet²⁾.

Wird ein *Spirostomum* in der Längsrichtung plötzlich von einem starken Strom durchflossen, so beginnt fast unmittelbar nach einer raschen, bald nachlassenden Zusammenziehung ein körniger Zerfall, etwas stärker an der Anode, etwas schwächer an der Kathode, der von beiden Polen her weiterschreitet und in kurzer Zeit das ganze Protoplasma mit Ausnahme des Zellkerns in einen losen Körnerhaufen umwandelt³⁾.

Also auch bei den Infusorien nehmen die Veränderungen bald von der Anode, bald von der Kathode oder auch von beiden Polen ihren Ursprung. Sie haben verschiedenartige Erklärungen gefunden. VERWORN spricht, wie erwähnt, von expansorischer und kontraktorischer Erregung und erblickt in der aufs äußerste gesteigerten Zusammenziehung die Grundlage der Zerstörung. CARLGREN⁴⁾ bezweifelt, daß es sich überhaupt um physiologische Vorgänge handle. Er konnte durch starke galvanische Ströme auch an abgetöteten Paramäcien, Colpidien und Amöben eine Zusammenschrumpfung an der Anode und eine Vorwölbung an der Kathode erzeugen (auch an lebenden und toten *Volvox*-kolonien fand er übereinstimmende Veränderungen). CARLGREN identifiziert daher die Erscheinungen zum großen Teil mit dem Vorgang der Wasserkataphorese, d. h. des Flüssigkeitstransports von der Anode zur Kathode. WALLENGREN⁵⁾ betrachtet die Aufhellung und Blasenbildung am kathodischen Rande von *Opalina* ebenfalls als kathaphorische Stromwirkung. Dagegen behauptet STATKEWITCH⁶⁾, daß Ströme, die an lebenden Paramäcien sofort zur Abrundung des Kathoden- und zur Zuspitzung des Anodenendes führen, an toten Tieren keine deutliche Formänderung hervorrufen, und CARLGREN gibt selbst zu, daß eine Reihe von Erscheinungen durch seine Annahme nicht erklärt werden könne, sondern im VERWORNschen Sinne zu deuten sei. Nach STATKEWITCH beruht die rasche Formänderung des lebenden Protisten auf einer Kontraktion des Ektoplasmas: starke Ströme erzeugen sofort einen anhaltenden heftigen Tetanus der kontraktile Elemente des Corticalplasmas, so daß das Ektoplasma zerplatzt und das Endo-

¹⁾ LUDLOFF, K.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 59, S. 525. 1895. — VERWORN, M.: Ebenda Bd. 46, S. 267. 1890; Bd. 62, S. 415. 1896.

²⁾ VERWORN, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 62, S. 415. 1896. — WALLENGREN, H.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2, S. 341. 1903.

³⁾ VERWORN, M.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 62, S. 415. 1896.

⁴⁾ CARLGREN, O.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1900, S. 49.

⁵⁾ WALLENGREN, H.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 2, S. 341. 1903.

⁶⁾ STATKEWITCH, P.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 4, S. 296. 1904.

plasma ausfließt. Schließlich äußerten LOEB und BUDGETT¹⁾ die Anschauung, daß der Zerfall an der Anodenseite der Protozoen durch die Ausscheidung elektropositiver Ionen des äußeren Elektrolyten an der Anodenfläche der betreffenden Organismen bedingt ist. Das Freiwerden dieser Ionen führe zur Bildung von Alkalien und auf diese Weise zum Einschmelzen der Anodenseite. Daß die Ausscheidung elektronegativer Ionen an der Kathodenfläche dieser Organismen im allgemeinen die typischen Ätzwirkungen der Säure nicht nach sich zieht — eine Ausnahme bildet, wie erwähnt, *Opalina ranarum*, bei der die Säurewirkung dadurch gekennzeichnet ist, daß das zerfallende Protoplasma der Kathodenseite infolge Gerinnung im Zusammenhang bleibt —, beruht nach den Autoren in der Hauptsache auf der Neutralisation der entstehenden Säure durch die alkalische Substanz der betreffenden Organismen. Im Anschluß an BETHE²⁾ und TOROPOFF wird man jetzt annehmen, daß an den beiden Seiten des in einen durchströmten Elektrolyten versenkten protoplasmatischen „Diaphragmas“ eine Neutralitätsstörung entsteht, indem auf der Anodenseite die H-Ionenkonzentration ab- und auf der Kathodenseite zunimmt. Die Zerfließerscheinungen wären also eine Folge der Anreicherung von OH-Ionen an der Anodenfläche des Objektes. Obschon manche Beobachtungen, wie z. B. ein Umschlag des Wanderungssinnes bei Zusatz bestimmter Elektrolyte³⁾, im Sinne dieser Anschauung aufgefaßt werden dürfen (entsprechend den Angaben von BETHE und TOROPOFF über eine Umkehr des Störungsortes unter solchen Bedingungen), erscheint es gezwungen, alle geschilderten Erscheinungen des Stromeinflusses auf die Protisten einheitlich zu erklären, vielmehr wird ein Zusammenwirken physikochemischer und physiologisch-reaktiver Prozesse anzunehmen sein.

Zur Beurteilung der Stromempfindlichkeit der verschiedenen Lebewesen im Einzellenstadium mögen folgende Angaben nachgetragen werden.

Nach UHLENHUTH und SEYDERHELM⁴⁾ wird *Trypanosoma equiperdum* und *Lewisii* in vitro durch Gleichstrom von 10–15 mA zunächst in hochgradige motorische Erregung versetzt, dann zur Erschlaffung und schließlich — je nach Stromdichte — in 15–50 Minuten zum Absterben gebracht. Nach subletalen Dosen ist die Virulenz gemindert. Auch in vivo gelingt die Abtötung unter geeigneten Bedingungen. Dagegen betonen ROUX⁵⁾ und SCHEMINZKY⁶⁾, daß verschiedene (z. T. schmarotzende) Protozoen- und Pilzarten tagelang ohne merklichen Schaden Stromstärken vertragen, welchen Frosch- und Forelleneier innerhalb kurzer Frist erliegen.

Bei solchen Vergleichen ist zu bedenken, daß die *im Medium vorhandene Stromdichte nicht auch in den suspendierten Lebewesen* zu herrschen braucht, die selbst bei gleicher Leitfähigkeit des Leibesinnern durch verschiedenen Membranwiderstand in sehr wechselndem Maße gegen eindringende Stromfäden geschützt sein können. Aber auch bei gleichem spezifischen Widerstand und gleicher Dicke der Membran hängt die Stromdichte im Organismus von seiner räumlichen Größe ab. KLEIBER⁷⁾ berechnet für kubische Formen unter Annahme eines

¹⁾ LOEB, J. u. S. P. BUDGETT: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, S. 518. 1897.

²⁾ BETHE, A. u. TH. TOROPOFF: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 88, S. 686. 1914; Bd. 89, S. 597. 1915.

³⁾ Vgl. z. B. J. LOEB u. S. P. BUDGETT: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, S. 518. 1897. — BANCROFT, F. W.: Journ. of physiol. Bd. 34, S. 444. 1906. Siehe auch die Versuche über anodisches und kathodisches Leuchten bei *Pelagia noctiluca* von A. R. MOORE (Journ. of gen. physiol. Bd. 9, S. 375. 1926).

⁴⁾ UHLENHUTH, P. u. R. SEYDERHELM: Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie, Orig. Bd. 21, S. 366. 1914.

⁵⁾ ROUX, W.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 101, S. 27.

⁶⁾ SCHEMINZKY, F.: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 315. 1923.

⁷⁾ KLEIBER: Zitiert auf S. 929.

spezifischen Widerstandes des Inneren von $100 \Omega/\text{cm}$ und einer $0,1 \mu$ dicken Hülle von 500mal kleinerer Leitfähigkeit bei 1 Volt/cm äußerem Spannungsfälle Unterschiede; nach denen die Stromdichte im Forellenei das 100fache, in Protisten das 90fache und in Hefezellen das 9fache der im Bakterium vorhandenen beträgt. Noch erheblich ungünstiger wird das Verhältnis, wenn zur Erzeugung einer Wirkung eine Minimalspannung innerhalb der Zelle notwendig ist.

Nimmt man an, daß die *Grenzpolarisation* wesentlich zu dem großen Membranwiderstand beiträgt, so scheint es verständlich, daß hochgespannte Wechselströme höherer Frequenz auch bei relativ geringer Intensität deutliche Bactericidie entfalten können, wie KINZEL und KÜCHLER¹⁾ angeben. Nach SHELMEKDINE²⁾ soll mit den von einem Hochspannungstransformator gelieferten Wechselströmen eine weitgehende Sterilisation der Milch gelingen: die Keimzahl wird um mehr als das Tausendfache verringert, die Bakterien der Coligruppe erscheinen nicht mehr auf der Impfplatte. Da Geruch und Geschmack der behandelten Milch nicht verändert sein sollen, ist eine starke Erhitzung der Flüssigkeit auszuschließen.

Während demnach die *Bakterien* auf die üblichen Ströme im allgemeinen entweder mit vorübergehender *Hemmung oder Beschleunigung von Entwicklung und Vermehrung* reagieren, die *Protisten* in *Zerfall* endende Erregungs- und Lähmungserscheinungen zeigen, bietet das *tierische Ei*, das bei der ihm inwohnenden Potenz ein besonders bedeutsames Objekt abgibt, ein vielfältiges Bild.

ROUX³⁾ beobachtete an unbefruchteten und besamten Eiern verschiedener Tierarten (*Rana*, *Triton*, *Telestes*, *Lacerta*), die er durch eine Elektrolytlösung (als solche kann auch die gallertartige Eihülle dienen) mit Wechsel- oder Gleichstrom behandelte, eine charakteristische Veränderung, die er als *morphologische Polarisation* bezeichnete⁴⁾. Sie besteht in der Bildung von zwei getrübbten Polfeldern, die an den Ein- und Austrittsstellen der Stromfäden entstehen und sich mit je einer Grenzlinie gegen den gürtelförmigen Äquator absetzen. Bei starker Durchströmung vertiefen sich die beiden Grenzlinien zu Furchen, die immer näher aneinander rücken, während die Polfelder wachsen, so daß der schmale Äquatorraum schließlich als Grund einer einzigen ringförmigen Rinne erscheint. Dieser elektrische Äquator ist nicht mit dem Eiäquator identisch, der am Frosch- und Tritonei die obere dunkle und die untere helle Hemisphäre trennt. Die durch Grenzlinien markierten Polfelder sind vielmehr lediglich durch die Lage der Eier zu den Stromlinien bedingt und entsprechen *äquipotentiellen Flächen des elektrischen Feldes*. Demgemäß bildet sich bei Drehung der Eier im elektrischen Feld um eine senkrechte Achse ein trüber Äquatorgürtel, der von zwei hellen

1) KINZEL u. KÜCHLER: Praktische Blätter der bay. Landesanstalt für Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Jg. 1923, Heft 6/7 (zitiert nach SCHIEBLICH u. SCHULZE, s. S. 929). Vgl. auch die Ausführungen über Wirkung von Induktionsschlägen und Kondensatorentladungen auf die Erythrocytenmembran im speziellen Teil.

2) SHELMEKDINE, A.: Molkerei-Ztg. Jg. 25, S. 317. Berlin 1915. (Ref. nach Electrical Times vom 7. Mai 1914 betr. das englische Patent Nr. 26743 vom Jahre 1912.) Keine näheren Angaben über den benutzten Strom. — Vgl. auch LEWIS, F. C.: Journ. of board. agricult. Bd. 22, S. 1229. 1916 (zitiert nach Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, Ref. Bd. 67, S. 351. 1918). — GUARINI, G.: Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 10, S. 693. 1904.

3) ROUX, W.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 101, S. 27 (dasselbe auch in Gesamm. Abhandl. Bd. 2, S. 541. Leipzig 1895); Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 63, S. 542. 1896 u. Bd. 66, S. 320. 1897. — Zusammenfassendes Autoreferat im Biol. Zentralbl. 1895.

4) ROUX lehnte eine Vortäuschung seiner Befunde durch Polarisationsprodukte der Metallelektroden wohl mit Recht ab (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 66, S. 320. 1897).

Polfeldern begrenzt wird, bei allseitiger Bewegung der Eier erfolgt keine Sondierung in abgegrenzte Felder. Ist bei Durchströmung der ruhenden Eier die gewöhnliche Zonenbildung eingetreten, so bewirkt eine nachträgliche, in anderer Richtung vorgenommene Durchströmung keine weitere Veränderung.

Wahrscheinlich ist die Trübung nicht auf die Oberfläche beschränkt, sondern setzt sich — zumal bei starkem Strom — in das Innere des Polabschnittes fort. Schwache Ströme unterhalb einer gewissen Intensität ergeben aber auch bei stundenlangem Fließen keine Reaktion, es besteht also eine *Reizschwelle* für die Auslösung der polaren Veränderung (für die quantitativen Verhältnisse vgl. die folgenden Ergebnisse SCHEMINZKYS).

Die Entstehung der sichtbaren polaren Veränderung beruht nach ROUX auf einem anfänglich minimalen *Durchtritt von Eiinhalt durch die Eirinde*, während stärkere Ströme zur Bildung größerer Extraovate führen. An derartigen freiliegenden Stellen des Eies zeigt sich ebensowenig eine morphologische Polarisierung wie an mechanisch zerkleinerter Eisubstanz. Die Ei- bzw. Zellhülle scheint also die notwendige Bedingung abzugeben, eine Annahme, die neuerdings SCHEMINZKY ausgesprochen und — wie noch dargelegt werden soll — näher begründet hat. Aber schon aus den ROUXschen Versuchen erhellt, daß Maßnahmen, die die *Membran in toto schädigen*, wie Erwärmung oder der elektrische Strom selbst, das Zustandekommen der *morphologischen Polarisation* mehr oder weniger *hemmen bzw. verhindern*. In dieser Hinsicht ist es gleichgültig, ob die vorhergehende Einwirkung die Grenzschicht so weit verfestigt, daß der Strom sie an seinen Durchtrittsstellen nicht mehr aufzulockern vermag, oder ihre Durchlässigkeit derart erhöht, daß eine zonale Zerstörung der Semipermeabilität nicht mehr erfolgen kann. Dieser Auffassung fügt sich auch eine Beobachtung von ROUX, die er selbst als Aufhebung einer elektrolytisch wirkenden Trennungsschicht deutete. Wird nämlich eine normale Morula in der gewöhnlichen Weise intraelektrolytär durchströmt, so bildet jede ihrer Zellen zwei Polfelder, es findet nach der Terminologie von ROUX eine *Spezialpolarisation* statt, die erst bei intensiver Stromwirkung durch Wachsen der Spezialpolarisation zur *Generalpolarisation*, d. h. zur Bildung zweier in sich zusammenhängender Polfelder an der Oberfläche der Morula fortschreitet. Ist aber die Morula durch Erwärmung oder Vergiftung (z. B. mit Phenol) vorbehandelt worden, so nimmt mit dem Grade der Schädigung die Ausbildung der Spezialpolarisation ab und die Geschwindigkeit der Entstehung der (ebenfalls entsprechend geschwächten) Generalpolarisation zu. Bereits LOEB¹⁾ vermutete, daß die Blastulae infolge von Veränderungen (Auflösung) der Zellmembranen sich wie ein einziger Elektrolyt (d. h. wie eine Phase) im Außenelektrolyt verhielten.

Obschon die morphologische Polarisation anscheinend mit einem nur während des Lebens verwirklichten physikochemischen Zustand der Zelle verknüpft ist, konnte ROUX ähnliche Erscheinungen auch an toten und sogar anorganischen Substanzen hervorrufen. Auf der anderen Seite ist der beschriebene Vorgang *keine allgemeine Reaktion der zelligen Gebilde*. Sie fehlt den Eiern der Säugetiere (Maus, Kaninchen) und Vögel (Henne, Taube) sowie den Spermatozoen (auch des Frosches), besteht aber während früher Embryonalstadien von Eidechse, Huhn und Maus und erlischt auch beim Frosch im Laufe der Entwicklung. Beim erwachsenen Tier reagiert nur die Gallenblase, während alle übrigen Organe einschließlich der Schwimmblase versagen.

Die polaren morphologischen Veränderungen sind überwiegend deletärer Art. Abgesehen von diesen Wirkungen untersuchte ROUX den Einfluß des

¹⁾ LOEB, J. u. S. P. BUDGETT: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 65, S. 518. 1897.

Stromes auf die physiologische *Ausgestaltung des werdenden Organismus*. Mit technischem Wechselstrom, der so weit abgeschwächt war, daß nur die den Elektroden benachbarten Eier Polfelder bildeten, wurden Froscheier während der Kopulation der beiden Geschlechtskerne, während der Existenz des Furchungskerns und während dessen Teilung durchströmt. Die Richtung der ersten Furchung ließ keine Beziehung zu den äquipotentiellen Niveauflächen oder Kraftlinien erkennen. Auch die Kopulations- und Besamungsrichtung wird bei langdauernder Durchströmung mit Wechselstrom der angegebenen Stärke nicht beeinflusst. Gleichstrom, der Froscheier 2 Stunden nach der Befruchtung über eine Stunde durchfloß und nahe den Elektroden eben kleine Polfelder erzeugte, war ebenfalls ohne Einfluß auf die Teilungsebene.

Entwicklungserregung oder -förderung hat ROUX nicht wahrgenommen — vielleicht infolge übergroßer Intensität und Dauer der Durchströmung. Einschlägige Beobachtungen sind jedoch von anderen Forschern mitgeteilt worden. Zunächst seien die Ergebnisse mit Wechselströmen besprochen. FASOLA¹⁾ faradisierte Froscheier während der ersten Tage nach der Befruchtung und sah die elektrisierten Tiere vor den Kontrollen ausschlüpfen, schreibt aber diese Verfrühung einer Temperaturerhöhung in der Elektrokultur durch die Stromwärme zu. Selbst wenn dieser Einwand, der nach den Versuchen von LILLIE und CATTEL²⁾ berechtigt erscheint, nicht zutreffen sollte, bleibt es nach den Feststellungen SCHEMINZKY³⁾ zweifelhaft, ob es sich um eine Entwicklungsbeschleunigung oder nur um ein vorzeitiges Zerreißen der Fruchthüllen gehandelt hat. Nach SCHÜCKING⁴⁾ sowie LILLIE und CATTEL aktivieren Induktionsschläge nicht. Dagegen gelang es McCLENDON⁵⁾, die Eier von verschiedenen Frosch- und Krötenarten (*R. sylvatica*, *Hyla pickeringii* und *versicolor*, *Bufo lentiginosus*) zur Parthogenese anzuregen, indem er sie im Wasser für 1—2 Sekunden mit Wechselstrom von 110 Volt und 60 Perioden behandelte und dann in frisches Wasser brachte. Ein großer Teil der unbefruchteten Eier wird auf diese Weise zur Teilung veranlaßt, die in derselben Art erfolgt wie bei angestochenen Eiern und anscheinend in normaler Geschwindigkeit vor sich geht.

Der mikroskopische Befund der stimulierten Eier ergibt, daß der weibliche Vorkern von der Oberfläche in der Gegend des animalen Pols nach dem Zentrum des Eies hinwandert und sich zu teilen beginnt; die Metaphase der ersten Kernteilung wird aber erst geraume Zeit nach dem Beginn des Einschneidens der ersten Teilungsfurche erreicht, die zwar häufig nahe, aber entgegen der Norm nicht in der Symmetrieebene verläuft; zuweilen wird das Ei in sehr ungleiche Hälften zerlegt, meist erscheinen sogar zwei und mehr unvollkommene Furchen gleichzeitig, ohne daß entsprechende Kernteilungen stattgefunden haben; obwohl diese nachgeholt und Tochterkerne gebildet werden, hört der Entwicklungsprozeß auf: die Eier werden vakuolisiert und sterben in einigen Tagen ab. Längere Durchströmung schädigt die Eier rasch, doch wechselt ihre Widerstandsfähigkeit mit der Spezies (5 Sekunden bei *Hyla pickeringii*, 20—120 Sekunden bei *Bufo lentiginosus*. Bei der benutzten Anordnung ist für sehr kurze Stromschlüsse vermutlich keine wesentliche Wärmeentwicklung anzunehmen).

Zahlreiche Gleichstromversuche unterliegen dem Einwand, daß neben even-

¹⁾ FASOLA: Arch. per le scienze med. Bd. 11, S. 21. 1887 (zitiert nach F. SCHEMINZKY: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 335. 1923).

²⁾ LILLIE, R. S. u. W. CATTEL: Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 49, S. 100. 1925.

³⁾ SCHEMINZKY, F.: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 315. 1923.

⁴⁾ SCHÜCKING, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 92, S. 86. 1903.

⁵⁾ McCLENDON, J. F.: Americ. journ. of physiol. Bd. 29, S. 298. 1911/12.

tueller Wärmebildung durch elektrolytische Zersetzung frei gewordene Stoffe die wirksamen Agentien abgegeben haben. Allerdings fand ROUX, wie erwähnt, mit polarisierbaren Elektroden zugeleiteten Gleichstrom in gleicher Weise morphologisch polarisierend, aber ebensowenig fördernd wie Wechselstrom. Dagegen gibt SCHÜCKING¹⁾ an, bei *Asterias* durch 1 Minute lange Durchströmung mit 2 Chromsäureelementen parthenogenetische Entwicklung zahlreicher Eier bewirkt zu haben; längere Galvanisation (2—5 Minuten) führte zu unregelmäßigen Furchungen und schließlich zur Zerstörung der unbefruchteten Eier sowie zur Entwicklungsverzögerung bzw. Abtötung normaler Blastulae und Gastrulae.

RUSCONI²⁾ sah eine geringe Entwicklungsbeschleunigung befruchteter Froscheier. Ähnliche Ergebnisse erhielt LOMBARDINI³⁾ bei einer Durchströmung von 40 Minuten Dauer, nach 8 Tage langer Behandlung zeigten sich Mißbildungen, besonders bei Hühnereiern; je stärker die Ströme waren, um so kürzere Zeit brauchten sie zur Erzeugung von Veränderungen. ROSSI⁴⁾, der Urodeleneier 6 Stunden mit 0,5 Milliampere durchströmte, beobachtete nur Entwicklungsstörungen, die möglicherweise mit der morphologischen Polarisierung zusammenhängen. WINDLE⁵⁾, der unerwünschten Nebenwirkungen vorzubeugen suchte, indem er sein Material (Forelleneier) in fließendes Wasser lagerte, erhielt bei anscheinend während der ganzen Entwicklung andauernder Durchströmung spärlichere und hinfälligere Tiere als in den Kontrollen.

Daß, abgesehen von sonstigen Umständen, die angewandte Stromstärke oder richtiger: *Stromdichte* und die *Durchströmungsdauer* wesentlich sind, zeigen die sorgfältigen Versuche SCHEMINZKY⁶⁾, der ebenfalls Forelleneier in fließendem Wasser züchtete.

In den Kulturgläsern, deren Wasser immer innerhalb 7—8 Minuten vollständig erneuert war, wurde ein Gleichstrom hergestellt, dessen Dichte in den einzelnen Gläsern zwischen 0,028 und 0,98 δ [Mikroampere pro qmm⁷⁾] lag. Der Strom stammte in der einen Versuchsreihe aus Elementen bzw. Akkumulatoren, in der anderen war es ein technischer Gleichstrom mit 774 überlagerten kleinen Schwingungen pro Sekunde. Die Durchströmung begann 12 Stunden nach der Befruchtung, die in den Kontrollen in allen Fällen Embryonen lieferte. Die Ergebnisse waren bei See- und Bachforelle identisch. Mit einer Stromdichte von 0,98 δ behandelte Eier gingen unter Eintritt von Trübung rasch zugrunde, bei 0,616 δ starben die Tiere nach 35 Tagen, auch bei 0,49 δ erfolgten bis kurze Zeit vor dem Schlüpfen erhebliche Verluste, während zwischen 0,28 und 0,028 δ Todesfälle nicht vorkamen. Während die Empfindlichkeit bei unbefruchteten Eiern unverändert blieb, wechselte sie bei befruchteten im Verlauf der Entwicklung, und zwar sank sie vom 27. Tage an zuerst langsam, dann immer rascher, so daß beim Ausschlüpfen die Tiere sich 10mal widerstandsfähiger erwiesen als das ungefurchte Eioplasma.

Die Trübung, die erst nach dem Tode des Embryos eintritt und dem positiven Pol zugekehrt ist, erfordert eine bestimmte Strommenge, die durch einen starken Strom in kurzer, durch einen schwachen in entsprechend langer Zeit geliefert werden kann und während der Embryogenese in der geschilderten Weise zunimmt. Anfänglich trüben sich die Eier im Maschinenstrom etwas rascher als im Zellenstrom, nach dem 20. Tage schwindet dieser Unterschied. Bei starken Strömen treten auch auf der dem negativen Pol zugewandten Eiseite Trübungs-

¹⁾ SCHÜCKING, A.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 97, S. 86. 1903.

²⁾ RUSCONI, M.: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1840 (zitiert nach SCHEMINZKY, s. S. 936).

³⁾ LOMBARDINI, L.: *Forme organiche irregolari negli uccelli e nei batrachii*. Pisa 1868 (zitiert nach SCHEMINZKY, ebenda).

⁴⁾ ROSSI: Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 4, S. 273. 1896.

⁵⁾ WINDLE: Jour. of anat. u. physiol. Bd. 29, S. 436. 1895.

⁶⁾ SCHEMINZKY, F.: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 315. 1923; Biochem. Zeitschr. Bd. 132, S. 154. 1922. — SCHEMINZKY, F. u. F. GAUSTER: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 101, S. 1. 1924.

⁷⁾ D. h. 1 δ = 0,001 mA/qmm.

flecke auf. Bei technischem „sinusförmigem“ Wechselstrom erfolgt in etwa derselben Zeit wie bei Maschinengleichstrom eine Trübung, die gewöhnlich in den unteren Abschnitten des Eies beginnt und sich auf beide Seiten fortsetzt -- eine Bestätigung der mit unvollkommenen Mitteln erzielten Resultate von ROUX. Die Trübung beruht auf einem *Entzug von Kationen* (wahrscheinlich besonders Na), nach deren Verlust das Globulin ausfällt. Die verschiedene Empfindlichkeit gegen den Strom möchte SCHEMINZKY auf Änderung des Lipidgehalts des Eies während der Entwicklung zurückführen, von dem auch die Angreifbarkeit der Eimembran abhängen könnte¹⁾. Augenfällig wird die Zerstörung der schützenden Eihülle durch eine ausreichende Strommenge vom 43. Tage an: die Eier platzen, zumeist an der Eintrittsseite des Stromes, der Embryo tritt, gewöhnlich mit dem Kopf (Galvanotaxis auf starke Ströme!) an dieser Stelle aus, und Teile des Eiinhalts fließen nach dem positiven Pol hin. SCHEMINZKY hält das Aufbrechen nicht für eine direkte Stromwirkung, sondern meint, daß es auf einer Quellung des toten Eiinhalts beruht, nachdem Wasser durch die geschädigte Membran ins Innere gedrungen ist.

Die nicht letalen Ströme scheinen auf die jungen Embryonen eine Wachstumshemmung auszuüben, die sich aber schon nach wenigen Wochen verliert, denn nach dem Ausschlüpfen waren die elektrisierten Tiere ebenso groß wie die Kontrollen, obwohl die mit 0,28 δ behandelten Tiere durchschnittlich 24 Stunden, die mit 0,49 δ durchströmten sogar 4 Tage früher schlüpften als die Kontrollen.

Da auch andere membranzerstörende Einflüsse ein früheres Schlüpfen bedingen, nimmt SCHEMINZKY an, daß der elektrische Strom ebenfalls nur in dieser Richtung und nicht entwicklungsbeschleunigend wirke, zumal da auch der histologische Vergleich keinen sicheren Unterschied zugunsten der elektrisierten Exemplare ergab. Die durchströmten Tiere zeigten während der Entwicklung weder Mißbildungen noch eine erhöhte Sterblichkeit nach dem Schlüpfen.

Durch das negative Ergebnis der Elektrokultur der Forelleneier wird aber die Möglichkeit der fördernden Wirkung des Gleichstroms nicht prinzipiell widerlegt, wie sich aus den mit allen Vorsichtsmaßnahmen angestellten Versuchen von LILLIE und CATTEL²⁾ ergibt. Sie durchströmten unbefruchtete Seesterneier (*Asterias forbesii*) während des für die Aktivierung günstigsten Stadiums (kurz vor Bildung des 1. Polkörpers) in Seewasser mit Hilfe unpolarisierbarer Elektroden und suchten Temperatursteigerung durch Kühlung oder fließendes Seewasser zu vermeiden. (Wärme allein aktiviert nur, wenn eine Temperatur von 31 ° C längere Zeit einwirkt.)

Die Eier wurden 2, 4, 8 und 13 Minuten nach Stromschluß in frisches Seewasser übertragen, bei starken Strömen schon nach $\frac{1}{2}$, 1, $1\frac{1}{2}$, 2 Minuten. Bei einer Dichte von 1,36 bis 2,42 mA pro qmm (1 mA/qmm = 1000 δ !) erfolgt innerhalb 12 Minuten keine Aktivierung, wenn die Temperatur unter 29° C bleibt; erreicht die Temperatur 30° C, so erhält man häufig eine Entwicklungserregung, die mitunter bis zur Blastula führt und auf einer Summation von Strom- und Wärmeeinfluß beruht, da unter 3,00 mA/qmm ohne Erwärmung die Aktivierung ausbleibt.

Bei höherer Dichte wurde auch ohne merkliche Erwärmung an der Minderzahl der Eier Membranbildung und Stimulation beobachtet. Bei starker Durchströmung zeigen die Eier auffällige Formänderungen, die sich aber wenige Minuten nach Öffnen des Stroms zurückbilden³⁾. Diese Deformation führt bei den meisten

¹⁾ Die Leitfähigkeit im Eiinnern dürfte zwar nach den Gefrierpunktsbestimmungen RUNNSTRÖMS an Lachseiern nach der Befruchtung sinken, ist aber bei frisch geschlüpften Larven etwas höher als bei Beginn der Embryogenese. Beim Forellenei fand GRAY den osmotischen Druck vor und nach der Befruchtung gleich (zitiert nach SCHEMINZKY).

²⁾ LILLIE, R. u. W. CATTEL: Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 49, S. 100. 1925.

³⁾ Vgl. auch CONKLIN: Journ. of the acad. of natur. sciences of Philadelphia Bd. 15, S. 521. 1912 (zitiert nach LILLIE u. CATTEL).

Eiern zum Tode, bei den überlebenden scheint sie aber die Aktivierung zu begünstigen, die jedoch höchstens bis zur Blastula reicht. Bei gleichzeitiger Einwirkung einer schwach stimulierenden NaCl-Lösung und des Stromes zeigte sich keine Summation; andererseits wird der Aktivierungseffekt des Stroms durch Herabsetzung der Leitfähigkeit des Mediums mittels Zusatz isotonischer Zuckerlösung nicht tangiert. An Seeigeleiern (Arbacia) erweist sich der Strom weder stimulierend noch fördernd für die nachträgliche Einwirkung einer aktivierenden hypertonen Seewasserlösung (allerdings sind Seeigeleier — infolge ihrer geringeren Permeabilität? — auch gegen sonstige Aktivierungsmittel und Schädigungen resistenter als Seesterneier).

Einen bemerkenswerten Einblick in die Angriffsweise zugeleiteter Ströme scheinen die Untersuchungen von LUND¹⁾ an Obelia zu eröffnen. Normale Internodien dieser Hydromeduse wachsen und regenerieren rascher am oberen als am unteren Ende. Bei Längsdurchströmung wird die Regeneration mit steigender Stromdichte vermindert und auf der gegen die Kathode gewendeten Seite, nicht aber auf der anodischen, unterdrückt; es können also bei geeigneter Stromrichtung und -dichte die *ursprünglichen Wachstumsgegensätze umgekehrt* werden. Die Hemmung ist reversibel, beruht also nicht auf einer irreparablen Gewebsschädigung. Nun besteht in der Norm stets ein Eigenstrom²⁾, der im Stengel von der Spitze zur Basis geht und von derselben Größenordnung ist wie der Schwellenwert für die Hemmung des Wachstums der gegen die Kathode gewendeten Teile (ca 66 δ) bei apikaler Richtung des zugeleiteten Stroms. LUND vermutet daher, daß die *Hemmung auf einer Kompensation des Eigenstroms* beruht. Bei querrer Durchströmung erfolgt an beiden Enden des Internodiums normales Wachstum, aber schon bei einer Stromdichte, die etwa $\frac{1}{10}$ des hemmenden Wertes beträgt, tritt eine Ablenkung der Wachstumsachse ein. Es scheint daher, daß die normale Polarität des Wachstums nicht in einer Verschiedenheit der Potenz von Basis und Spitze begründet, sondern ebenso wie die Wachstumsrichtung durch den Eigenstrom bedingt ist — die Wirkung des zugeleiteten Stroms würde also in einer Änderung der normalen Spannungsverteilung zu erblicken sein.

Die von LUND gefolgerte wachstumsbestimmende Wirkung der Eigenströme harmonisiert mit den geschilderten Untersuchungen von McCLENDON sowie von LILLIE und CATTEL, die annehmen lassen, daß *Gleich- und Wechselströme stimulierende Wirkung* entfalten können. Offenbar bestehen aber große *Unterschiede in der Reaktionsart und -fähigkeit* der verschiedenen Objekte, so daß in jedem Falle die günstigsten Bedingungen besonders ermittelt werden müssen. Unter diesem Gesichtspunkt sind vorläufig auch die Elektrokulturversuche zu betrachten — z. B. könnte bei den Forellenkulturen SCHEMINZKYS der Strom in den späteren, weniger empfindlichen Stadien unter die Reaktionswelle gesunken sein; vielleicht müßte der Strom nicht dauernd, sondern periodisch fließen, um dem Organismus ein reizfreies Intervall zur Auswirkung der Reaktion zu lassen usw.

Das letztgenannte Verfahren wird aus durchsichtigen Gründen beim Menschen benutzt. Bei der auf diese Weise geübten *allgemeinen Faradisation* und

¹⁾ LUND, E. J.: Journ. of exp. zool. Bd. 34, S. 471. 1921; Bd. 36, S. 69. 1923; Proc. of the soc. f. exp. biol. a. med. Bd. 21, S. 127. 1923 u. S. 272. 1924.

²⁾ Dieser Eigenstrom ist kein Verletzungsstrom. Bei Ableitung mit Capillare aus dem zentralen Lumen und von der Oberfläche verhält sich das Entoderm negativ gegen das Ektoderm, und zwar apikal stärker als basal. Die äußere Polarität des Obeliastiels ist nach LUND durch die Größenunterschiede der primären Ekto-Entoderm-Potentialdifferenzen zwischen apikalen und basalen Stengelteilen bedingt (Journ. of exp. zool. Bd. 41, S. 155. 1925 u. Bd. 44, S. 383. 1926).

Galvanisation unterscheiden BEARD und ROCKWELL¹⁾ drei Klassen der Wirkung: die primäre oder stimulierende Wirkung, die in anfänglichen Reizerscheinungen vorwiegend der Muskeln und oberflächlichen Gefäße bzw. ihrer Nerven, besteht, mit anschließendem Erfrischungsgefühl oder Schlafbedürfnis; die sekundäre oder reaktive Wirkung, eine während der nächsten Tage einsetzende Steigerung der Initialsymptome; die permanente oder tonische Wirkung, die einer Hebung des physischen und psychischen Allgemeinzustandes gleichkommt²⁾. Diese Erfahrungen sind von anderer Seite mehrfach bestätigt worden (vgl. ZIEMSEN), lassen aber selbstverständlich dem Ermessen des Beobachters weiten Spielraum.

Daß derartige Reize sich im Organismus summieren und bei geeigneter Anwendung den Allgemeinzustand beeinflussen, zeigen zahlenmäßig die Versuche von ONIMUS und LEGROS³⁾: sie galvanisierten junge, von der Mutter gesäugte Hunde eines Wurfes täglich $\frac{1}{4}$ Stunde durch Eintauchen eines Vorder- und eines Hinterbeines in die Elektrodenröhrchen und erzielten in 6 Wochen bei den elektrisierten Tieren einen erheblichen Gewichtsüberschuß gegen die Kontrollen. Beachtenswert ist, daß ein Tier, bei dem die Galvanisation nach 4 Wochen ausgesetzt wurde, gegen die weiter elektrisierten Geschwister an Gewicht erheblich zurückblieb, während ein anderes Tier, das erst während der letzten 14 Tage der Versuchszeit durchströmt wurde, deutlich an Gewicht aufholte. THORNE-BAKER⁴⁾ sah bei Elektrokultur, besonders junger Hühner, eine Förderung des Wachstums. Dagegen beobachtete P. BERT⁵⁾ an Meerschweinchen keine Gewichtsvermehrung durch Elektrisieren; da aber die Tiere ein rationiertes Futter erhielten, war möglicherweise der Ansatz durch die gegebene Nahrungsmenge begrenzt; vielleicht lag auch die Intensität des Stroms, der unter Umgehung des Hautwiderstandes von Maul und Mastdarm zugeleitet wurde, über dem *Optimum*.

Daß diese Möglichkeit vorliegt und ein Unterschied der Stromstärke um das Drei- bis Zehnfache entscheidend sein kann, lassen die Ergebnisse SEYDERHELMs⁶⁾ am Mäusecarcinom (übertragbares JENSENSches Alveolarcarcinom) erkennen. Gleichstrom von 2–5 mA, der dem subcutanen Tumor in vivo von außen mit unpolarisierbaren Elektroden lokal zugeleitet wird, führt zu einer Beschleunigung des *Geschwulstwachstums*, die sich histologisch durch zahlreiche Kernteilungen und enormen Zellreichtum manifestiert; derselbe Befund zeigt sich auch bei partieller Durchströmung des Tumors mit stärkeren Intensitäten in den Partien, die nur von Stromschleifen getroffen werden. Durch Gleichstrom von 15–20 mA täglich 15–30 Minuten werden jedoch subcutane Carcinome von Erbsen- bis Haselnußgröße im Verlauf von 2–4 Wochen zur Rückbildung (durch Erweichung und Resorption), schließlich zur völligen Nekrose und Abstoßung gebracht (übertragbare Rattenspindelzellensarkome sind noch empfindlicher). Mikroskopisch findet man Pyknose der Kerne und Karyolyse, Zellzerfall, Destruktion der Gefäße (hyaline Degeneration der Endothelien, massenhafte Blutungen) sowie Bindegewebswucherung mit leukocyttärentzündlicher

¹⁾ BEARD u. ROCKWELL: A pract. treatise on the med. and surg. uses of electricity including localized and general electrization. Neu York 1871 (zitiert nach H. v. ZIEMSEN: Die Elektrizität in der Medizin. 5. Aufl. Berlin 1887. S. 352. Dasselbst auch weitere Literatur).

²⁾ Hinsichtlich der Wirkung lokaler Elektrisation sei auch auf die einschlägigen Kapitel dieses Handbuches verwiesen.

³⁾ ONIMUS, E. u. CH. LEGROS: Traité d'électricité médicale, 2. Aufl. Paris 1888. S. 980.

⁴⁾ THORNE-BAKER: Scientific american. 1914 (zitiert nach SCHEMINZKY: Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 340. 1923).

⁵⁾ BERT, P.: Cpt. rend. des seances de la soc. de biol. Juli 1869 (zitiert nach ONIMUS u. LEGROS, l. c. S. 982).

⁶⁾ SEYDERHELM: Dtsch. med. Wochenschr. 1914, Nr. 12, S. 583.

Reaktion. In vitro sinkt die Impfausbeute bei 10–20 mA (unpolarisierbare Elektroden) in etwa 30 Minuten von 100 auf 0%.

Übrigens sind nach SEYDERHELM wuchernde oder gewucherte Zellen besonders stromsensibel: er beschreibt bei bestimmter Dosis eine elektive Wirkung des Gleichstroms auf myeloidleukämisches Blut, die bei schwachen Strömen (1–3 mA) in einer Stimulierung (Auftreten von Kernteilungen) der krankhaft vermehrten Leuko- und Myelocyten, bei stärkeren Strömen in Schädigung dieser Zellen (Degenerationen, Vakuolenbildung) bestehen soll, während die Lymphocyten und roten Blutkörperchen intakt bleiben. Doch entsteht nach GROLL und SIEGEL¹⁾ in den *normalen Geweben* eines mit 12 mA anodisch durchströmten Beins des unversehrten Frosches rasch Stase in zahlreichen Capillaren und schon nach einigen Minuten vollständige Stockung der Zirkulation mit allmählichem Versagen der Muskelfunktion, im Laufe einer Stunde Nekrose des Beines und schließlich Säuerung des Gewebes (am Kathodenbein schwächere Veränderungen).

Obschon man nach den SYDERHELMschen Versuchen die *Galvanisation als nutritiven Zellreiz* im Sinne VIRCHOWS und BIERs ansprechen darf, wird zu erwägen sein, ob zu der beschriebenen Hebung des Ansatzes beim Tier eine Erhöhung der Freßlust oder der Ausnutzung des Futters durch Begünstigung der *Verdauungstätigkeit* beiträgt.

Nach ZIEMSEN²⁾ wird die Magen-Darmsekretion durch Elektrisation der Baueingeweide beim Hunde gesteigert. Aber BICKEL³⁾ fand ebenfalls bei Hunden am kleinen Magen nach PAWLOW, unabhängig von Stromart, -stärke und Applikationsform, nur spärliches zähes alkalisches Sekret, bei gefülltem Magen infolgedessen sogar eine allmähliche Alkalisierung des sauren Inhalts; zwar erzeugte Nahrungsreiz auch nach vorheriger Elektrisation sofort normale Säureabsonderung, doch ist auch am intakten Magen des Menschen nach WEIL⁴⁾ bei direkter oder indirekter (Vagus-) Reizung mit galvanischem oder faradischem Strom der Einfluß auf die Sekretion des Magens zweifelhaft (die zeitweise Belebung der Peristaltik wird von WEIL lediglich auf die miterregten Bauchwandkontraktionen zurückgeführt). Neuerdings hat aber DELHOUGNE⁵⁾ an Magen-fistelhunden eine deutliche Steigerung der Saftsekretion sowohl bei intraventrikulärer als auch bei percutaner galvanischer oder faradischer Reizung gefunden. Die abgeschiedene Saftmenge war der Reizdauer proportional, während die Acidität nach 10–20 Minuten ihren Höhepunkt erreichte und bei weiterer Reizung nicht mehr zunahm. Bei intraventrikulärer Reizung zeigten Ströme von 20–35 mA bzw. 6–9 cm Rollenabstand volle Wirksamkeit; schwächere Ströme hatten einen geringeren, stärkere keinen größeren Effekt. Percutan wurden 50 mA und mehr benötigt (Elektroden: Magengegend — linke seitliche Thoraxwand). Da Vaguslähmung durch Atropin die Sekretionszunahme nicht verhinderte, scheint es sich um eine unmittelbare Drüsenerregung durch den Strom zu handeln. Gewöhnliche Hautreize waren ohne Erfolg auf die Absonderung. Beim Menschen ergaben sich im wesentlichen dieselben Resultate.

Eine Grundlage für die am Warmblüter beobachteten Allgemeinwirkungen glauben einige Forscher in *Stoffwechseländerungen* zu finden, deren Nachweis allerdings strengen Anforderungen nicht immer genügt und mehrfach angefochten

¹⁾ GROLL, H. u. L. SIEGEL: Krankheitsforsch. Bd. 1, S. 59. 1925.

²⁾ ZIEMSEN, H. v.: Die Elektrizität in der Medizin, S. 144. 5. Aufl. Berlin 1887. — Vgl. E. CIOMINI: Morgagni 1903, Nr. 9.

³⁾ BICKEL: Vortr. im Ver. f. inn. Med. zu Berlin, 12. Dez. 1904 (ref. Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 8, S. 84. 1906).

⁴⁾ WEIL: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 109, S. 486. 1913.

⁵⁾ DELHOUGNE, F.: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 150, S. 170. 1926.

ist. Bei Untersuchung des in gleichen Zeitabschnitten vor, während und nach der Elektrisation abgesonderten Urins fanden ONIMUS und LEGROS¹⁾ beim Kaninchen durch schwache Induktionsströme (Elektroden an einer Hinterpfote und in der Lumbalregion) zunächst eine Verminderung der Urin- und Harnstoffausscheidung, einige Zeit nach der Applikation einen vorübergehenden erheblichen Anstieg der Urinmenge; zentrifugale Galvanisation verminderte die Harnstoffausfuhr und vermehrte die Urinmenge, zentripetale Galvanisation erhöhte die Harnstoffmenge, ohne die renale Wasserabgabe wesentlich zu steigern (manchmal wurde sie sogar herabgesetzt). Im 24-Stunden-Urin wurde bei täglicher halbstündiger Galvanisation ein merklicher Einfluß auf die Urinsekretion und den Harnstoffgehalt des Harns vermißt — die Veränderungen sind also nur kurzfristig und werden innerhalb der Tagesperiode ausgeglichen. Bei 5 bis 10 Minuten langer percutaner absteigender Galvanisation (Anode auf 3., Kathode auf 11. Dorsalwirbel) zeigt die freigelegte Niere und Leber des Kaninchens regelmäßig intensive Rötung und Volumzunahme; nach 15–20 Minuten erblassen die Organe allmählich [BLUMENTHAL²⁾]. FEINBERG führt diese Hyperämie auf unmittelbare Reizung dilatorischer Fasern zurück.

GERHARDT³⁾ gelang es weder beim gesunden noch beim wassersüchtigen Menschen, die Urinabsonderung durch Faradisieren der Nierengegend anzuregen, während LIBOTTE⁴⁾ — anscheinend hauptsächlich bei Kreislaufschwäche — eine Vermehrung der Diurese beobachtete, die er selbst als reflektorische Übertragung des sensiblen Hautreizes auf Zirkulation und Sekretion betrachtet. Nach BAIN, EDGEcombe und FRANKLIN⁵⁾ vermehren Gleichströme im sog. hydroelektrischen Bade die Harnstoff- und Harnsäureausscheidung in geringem Maße, sinusoidale Ströme gewöhnlicher Frequenz verändern nach ihrer Angabe weder Menge noch Molengehalt des Harns. Dagegen fand STEEL⁶⁾ im dreitägigen Selbstversuch bei Stickstoffgleichgewicht unter täglicher halbstündiger, möglichst intensiver Anwendung derselben Stromart eine Vermehrung des Gesamtvolumens und der festen Bestandteile des Urins: Zunahme des Gesamt-, des Harnstoff- und Ammoniak-N, des Kreatinins, des anorganischen Schwefels — Harnsäure und Purinbasen nicht verändert (purinarmer Nahrung!). Die Veränderungen gingen nach Aussetzen der Behandlung rasch zurück und waren nach einigen Tagen geschwunden. Auffallend ist, daß STEEL auch bei andersartigen Elektrizitätsanwendungen (statische Elektrizität, Hochfrequenz mit Autokonduktion oder kondensatorischer bzw. direkter Methode) annähernd dieselben Befunde erhob (nur war nach erwärmenden Maßnahmen die Urinmenge vermindert).

Beim gesunden Menschen wird nach BAIN, EDGEcombe und FRANKLIN im hydroelektrischen Bade die zellige Zusammensetzung und der Hämoglobingehalt des Blutes durch galvanische und niederfrequente sinusoidale Ströme nicht verschoben. Großflächige Zuleitung eines Gleichstroms von 5 mA während 15–30 Minuten setzt in vivo die normale Leukozytenzahl im peripheren Blute merklich, die pathologisch erhöhte des leukämischen Blutes geradezu sturzartig herab [VERAGUTH und SEYDERHELM⁷⁾] — in Analogie zu den erwähnten

¹⁾ ONIMUS, E. u. CH. LEGROS: l. c. S. 976.

²⁾ BLUMENTHAL (zitiert nach FEINBERG: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 7, S. 282. 1884).

³⁾ GERHARDT (zitiert nach ZIEMSEN: l. c. S. 148).

⁴⁾ LIBOTTE: 3. internat. Congr. f. Physiother. Paris 1910 (ref. Zeitschr. f. med. Elektrologie Bd. 12, S. 95. 1910).

⁵⁾ BAIN, W., EDGEcombe, W. u. H. FRANKLIN: Lancet 1905, Bd. 1, S. 1125.

⁶⁾ STEEL, M.: Medical Record vom 11. März 1916 (zitiert nach Ref. der Zeitschr. f. diätet. u. physikal. Therapie Bd. 21, S. 254. 1917).

⁷⁾ VERAGUTH u. SEYDERHELM: Münch. med. Wochenschr. 1913, S. 2211 u. 2284; 1914, S. 301.

Reagensglasbefunden SEYDERHELMS¹). Es scheint aber bisher nicht untersucht zu sein, ob es sich im Organismus nicht nur oder überwiegend um die Wirkung von Blutverschiebungen zwischen äußeren Bedeckungen und inneren Teilen handelt. In dieser Hinsicht ist vielleicht der Leukocytensturz zu verwerten, den BRUNS und VOLLMER²) bei kathodischer intracutaner Galvanisierung (feinste Metallnadel als differente, körperwarmes Wasser-Armad als indifferente Elektrode: 0,05—0,2 mA) fanden. Nach differenter Anodenanwendung blieb die Leukocytenzahl des peripheren Blutes nahezu unverändert. Werden beide Pole intracutan an verschiedenen Stellen eingestochen, so scheint die Leukocytenabnahme mehr oder weniger vollständig gehemmt. BRUNS und VOLLMER vermuten eine über die nervösen Hautelemente laufende reflektorische Vagus-erregung durch die Kathode und ebensolche Vaguslähmung durch die Anode, möglicherweise bedingt durch die jeweilige Störung des H-OH-Ionengewichts an der Reizstelle [entsprechend der von VOLLMER und SCHMITZ³) beobachteten antagonistischen Wirkung von intracutanen Säure- und Alkaliinjektionen auf die periphere Leukocytenzahl]. Der Leukocytensturz ist anscheinend nicht durch Schmerzreiz bedingt. Diese Annahmen werden durch späterhin zu schildernde Befunde von LUTHLEN und MOLITOR in mancher Beziehung gestützt. Bei Kaninchen führt eine etwa halbstündige Behandlung mit Gleichstrom von 5 mA zu einer deutlichen Zunahme der fettsplattenden Fähigkeit des Serums [PINCUSSEN und ANAGNOSTU⁴)].

Eingehende Untersuchungen, besonders des *respiratorischen Stoffwechsels und des Energiehaushalts*, sind bei einem Verfahren angestellt worden, das BERGONIÉ⁵) zum Zwecke der Entfettung angegeben hat. Es hat Ähnlichkeit mit der allgemeinen Faradisation und besteht in der rhythmischen Reizung zahlreicher Muskelgruppen, die auf diese Weise ohne Anspannung der Willenstätigkeit zur Arbeitsleistung (unter Umständen gegen eine besondere Belastung bis zu 120 kg) gebracht werden. Auch bei halb- bis einstündiger Muskularbeit fehlt ein schweres Ermüdungsgefühl — angeblich wegen Ausschaltung der zentralnervösen Aktion, möglicherweise aber wegen eines günstigen Verhältnisses von Reizdauer und Reizpause (vgl. die Ermüdungsversuche von ASHER und seinen Mitarbeitern); auch hat sich herausgestellt, daß die vollbrachte Arbeit wesentlich geringer ist, als ursprünglich angenommen wurde [DURIG und LIEBESNY⁶)].

Die periodische Reizung wurde von BERGONIÉ mit faradischen Strömen, von NAGELSCHMIDT mit entgegengerichteten Gleichstromstößen, von SCHNÉE anfangs mit zerhackten Hochfrequenzströmen, später mit rhythmischen Kondensatorentladungen vorgenommen. Abgesehen von mehr oder minder starker sensibler Erregung scheint ein wesentlicher Unterschied der verschiedenen Stromarten und -formen hinsichtlich ihrer Wirkung auf Muskulatur und Stoffwechsel nicht zu bestehen — ausgenommen vielleicht die sog. Hochfrequenzquantitätsströme, die nach SCHNÉE die Muskelgefäße erweitern (durch JOULESCHE Wärme?) und daher die Ermüdung hintanhaltend sollen [nach SCHILF und SAUER⁷) fördert Hochfrequenzdiathermie die Muskelleistung nicht merklich].

BERGONIÉ, NAGELSCHMIDT, SCHNÉE⁸) u. a. berichten über Gewichtsverluste, die ohne besondere Nahrungseinschränkung bis zu 500 g pro Tag, bei gleich-

¹) Über Leukocytenzahl und Gerinnungsdauer des Blutes nach Anwendung von Starkströmen vgl. den speziellen Teil (Befunde von KAWAMURA).

²) BRUNS, G. u. H. VOLLMER: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 55, S. 602. 1927.

³) VOLLMER u. SCHMITZ: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 44, S. 83. 1924.

⁴) PINCUSSEN, L. u. J. L. ANAGNOSTU: Biochem. Zeitschr. Bd. 128, S. 268. 1922.

⁵) BERGONIÉ, J.: Arch. d'électr. méd. Nr. 271. 1909.

⁶) DURIG, A. u. P. LIEBESNY: Wien. med. Wochenschr. Jg. 64, Nr. 1 u. 2, 1914.

⁷) SCHILF, E. u. W. SAUER: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 28, S. 413. 1922. Die Hyperämie betrifft nach SCHILF und SAUER nur die Hautgefäße.

⁸) NAGELSCHMIDT, F.: Berlin. klin. Wochenschr. 1913, Nr. 4. — SCHNÉE, A.: Arch. f. phys. Med. Bd. 7, S. 30. 1913 u. Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 14, S. 111. 1912—17 (Literatur!).

zeitiger Begrenzung der Calorienzufuhr in halbstündiger Sitzung bis zu 1 kg betragen. BERGONIÉ¹⁾ beobachtete einen Anstieg der Pulszahl auf etwa 100, der Atemfrequenz auf das Dreifache, des Atemvolumens auf das Doppelte, des Sauerstoffverbrauchs auf das Sechsfache, dementsprechend vermehrtes Wärmegefühl und Temperaturzunahme bis zum Schweißausbruch und schloß, daß die künstlich bewirkte Muskularbeit zu einer bedeutenden Umsatzsteigerung führt, deren Verbrauch aus den Fettvorräten gedeckt wird. Erhebliche Gewichtsabnahmen sind nicht mit Regelmäßigkeit zu erwarten [RÖMHELD²⁾, DURIG und LIEBESNY], beruhen aber nicht nur auf Wasserverlusten, da die Tagesharnmenge bei gleicher Flüssigkeitszufuhr mit und ohne einstündige Behandlung gleichbleiben und Abnahme auch bei unbeschränkter bzw. die Gewichtseinbuße übertreffender Wasseraufnahme eintreten kann. Die exakte Energiebilanz (DURIG und LIEBESNY) zeigt aber, daß die während der elektrischen Reizung geleistete Arbeit selbst bei den maximalen erträglichen Reizstärken und großen Belastungen klein ist und einem Gehen während derselben Zeitdauer in sehr langsamen Schritten auf ebenem Wege gleichkommt [maximal 1 km in $\frac{1}{2}$ Stunde³⁾]. Die unmittelbare Nachwirkung ist noch geringer (nur einer etwas vermehrten Muskelspannung entsprechend) und kurzdauernd: schon nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde ist der Grundumsatz wieder normal. Die während der Sitzung erzielte Umsatzsteigerung entspricht bei Umrechnung auf Fett einem Verlust von 10—20 g Fett pro Stunde der Behandlung⁴⁾. Wenn eine wesentliche Entfettung eintritt, ist sie also nicht eine direkte Folge der während der Reizung geleisteten Muskularbeit, sondern ein indirektes Ergebnis. DURIG und LIEBESNY vermuten, daß einerseits die Zirkulation in den peripheren Teilen gebessert und stagnierende Flüssigkeit aus den Geweben weggeschafft, andererseits durch Reizung und Übung schwächerer Muskeln unter besserer Durchblutung derselben bei minimaler körperlicher Anstrengung eine Steigerung des Tonus und des Aktionsvermögens der Muskulatur erzeugt wird⁵⁾. Auf diese Weise wird die willkürliche Bewegungsfähigkeit gefördert und mittelbar eine Umsatzsteigerung durch vermehrte Aktivität erzielt [demgemäß ist bei muskelkräftigen und leistungsfähigen Individuen ein merklicher Fettschwund durch das BERGONIÉ-Verfahren nicht wahrscheinlich — von anderen konstitutionellen Faktoren zu schweigen⁶⁾].

Diese Momente wird man auch zur Erklärung der angedeuteten Wirkungen der allgemeinen Faradisation heranziehen müssen. Auch die nach Galvanisierung (Elektroden an Nacken- und Lendengegend) einsetzende, besonders bei vorher bestehender allgemeiner Ermüdung beträchtliche Vermehrung der *Leistung am Ergographen* wird von SCHNYDER⁷⁾ als reflektorische Stimulation bewertet, da sonstige, an beliebiger Stelle angreifende Hautreize dieselbe Wirkung ausüben. Daß aber der Strom *Nachwirkungen* hinterlassen kann, die nicht nur reflektorischer oder reaktiver Art sind (wie nach Hautreiz oder Muskeltraining) scheint aus den Angaben ERBENS⁸⁾ hervorzugehen, der bei Reizung des Vesti-

¹⁾ BERGONIÉ, A.: Arch. d'électr. méd. Jg. 28, Nr. 454, S. 193. 1920.

²⁾ RÖMHELD, L.: Münch. med. Wochenschr. 1913, Nr. 52.

³⁾ Vgl. auch G. WOLF: Fortschr. d. Therapie Jg. 2, S. 286. 1926.

⁴⁾ Im Urin fanden BAIN, EDGEcombe, KIDD und MILLES (Lancet Bd. 200, S. 905. 1921) nur unerhebliche Änderungen.

⁵⁾ Über Veränderungen der Muskelzusammensetzung durch elektrische Muskelreizung vgl. H. HABS: Ber. über die ges. Physiol. Bd. 38, S. 160. 1926. — EMBDEN, G. u. H. HABS: Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 171, S. 16 u. 40. 1927.

⁶⁾ VAILLANT (3. Kongr. f. Physiotherapie, Paris 1910. Bericht im Arch. f. physikal. Med. Bd. 5, S. 279. 1911) erwähnt daß normale Kaninchen bei mehrfacher Behandlung mit LEDUCschen Strömen abmagern.

⁷⁾ SCHNYDER, L.: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 4, S. 285. 1902.

⁸⁾ ERBEN, S.: Med. Klin. Jg. 19, S. 426. 1923.

bularapparats am Menschen mit 5–10 mA Gleichstrom und nachfolgendem Abschalten unter Ausschleichen des Stroms einen $\frac{1}{2}$ Stunde und länger dauernden Wechsel der Körperhaltung (wie bei Wenden des Stromes) fand, den er auf Wirksamwerden des Polarisationsstroms zurückführt.

Den Einfluß konstanter elektrischer Ströme auf *geistige Leistungen* untersuchte HEUMANN¹⁾, indem er die Arbeitsgeschwindigkeit bei Additionsversuchen während Galvanisation des Schädels prüfte. Er ermittelte eine polare Anregung durch die Kathode, wenn sie bei Rechtshändern auf der linken, bei Linkshändern auf der rechten Schädelseite lag (Mitwirkung des Sprachzentrums auch beim inneren Zählen) — doch bewegen sich die Differenzen im Bereich des wahrscheinlichen Fehlers, sodaß Erörterung eines Katelektrotonus im Zentralorgan sich erübrigt.

2. Statische Elektrizität.

Im Hinblick auf die beschriebenen Annahmen LUNDS über die Wachstumslenkung durch den Eigenstrom bei *Obelia* ist es bemerkenswert, daß ROUX²⁾ eine formbildende Wirkung eines etwaigen eigenen statischen Feldes am Froschembryo nicht nachweisen konnte³⁾. Der Einfluß statischer Aufladung und Franklinscher Ströme auf die *Entwicklungsvorgänge* ist mehrfach untersucht worden, die Ergebnisse berechtigen aber nicht zu weitgehenden Folgerungen. DELAGE⁴⁾ erhielt mit einer kondensatorähnlichen Anordnung unregelmäßige und anscheinend von der elektrischen Wirkung unabhängige Resultate, die nach LILLIE möglicherweise durch Anwesenheit von galvanischen Strömen und elektrolytischen Produkten entstellt sind. CAPRIATI⁵⁾ berichtet von Entwicklungsbeschleunigung bei Froschlarven. PICCININO⁶⁾ behandelte 200 sechs Tage alte Seidenwürmer in ihren mit Maulbeerblättern gefüllten Körben täglich 10 Minuten mit Influenzeffluvia.

Nach 29 Tagen begannen die Raupen, die auf jede Elektrisierung mit motorischer Unruhe und Flucht unter die Blätter reagiert hatten, gleichzeitig mit den Kontrolltieren ihr Lager zu verlassen und die Gebüsche zu erklettern; eine erhebliche Zahl von auffallend kleinen Nachzüglern beendete die Wanderung aber erst 3 Tage nach den unbehandelten Exemplaren; trotzdem wogen die elektrisierten Tiere nach der Verpuppung 8% mehr als die Vergleichsokons: sie hatten ein größeres, absolut und relativ ergiebigeres Gespinst gebildet.

Sollten sich diese Beobachtungen als einwandfrei herausstellen (was aus noch zu erläuternden Gründen bezweifelt werden darf), so würden sie zeigen,

¹⁾ HEUMANN, G.: Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 12, S. 109. 1910.

²⁾ ROUX: Gesamm. Abhandl. Bd. 2, S. 144. 1895.

³⁾ GAYDA (Arch. di scienze biol. Bd. 3, S. 1. 1922) fand — mit allerdings nicht einwandfreier Methode — bei Kröteneiern und -embryonen bis zum Kaulquappenstadium keine sicheren Potentialdifferenzen von mehr als 0,05 mV, erst von dieser Entwicklungsstufe an merkliche Spannungsunterschiede zwischen bestimmten Stellen des Körpers. Die durch die anodische Wanderung nachweisbare negative Ladung der Bakterien scheint keine Lebensbedingung darzustellen: die Mikroben lassen sich umladen, ohne dadurch zugrunde zu gehen. Auch zeigen abgetötete unbegeißelte Keime dieselbe Wanderungsrichtung wie lebende (nur ihre Wanderungsgeschwindigkeit ist etwas geringer). Vgl. E. A. WINSLOW, J. S. FALKE u. M. F. CAULFIELD: Journ. of gen. physiol. Bd. 6, S. 177. 1923. — CARL, J.: Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exp. Therapie, Orig., Bd. 42, S. 416. 1925. — PUTTER, E.: Ebenda Bd. 32, S. 538. 1921. — FERNER H. J. SHAUGHNESSY u. K. J. CRISWELL: Journ. of gen. physiol. Bd. 9, S. 123. 1925. Begeißelte Bakterienformen besitzen aber eine Galvanotaxis, die bei Abtötung verlorengeht (vgl. O. KOEHLER: Ds. Handb. Bd. XI, S. 1031). Auch soll die Ladung mit der Virulenz der Bakterien schwanken (SKROP, F.: Zitiert nach Ber. ges. Physiol. Bd. 42, S. 155. 1928. — JACOBSON, M. A. u. J. S. FALK: Journ. of bacteriol. Bd. 13, S. 191. 1927).

⁴⁾ DELAGE, Y.: Arch. de zool. exp. et gén., Ser. 4, Bd. 9, S. 30 (zitiert nach LILLIE u. CATTEL: Biol. bull. of the marine biol. laborat. Bd. 49, S. 100. 1925).

⁵⁾ CAPRIATI [zitiert nach v. LUTZENBERGER: Boruttau-Manns Handb. Bd. 2 (II), S. 854].

⁶⁾ PICCININO, F.: Ann. di elett. med. e ter. fisica Bd. 1, S. 3. 1902.

daß man je nach dem gewählten Merkmal zu entgegengesetzten Schlüssen gelangen kann. Mausweibchen, die während der Trächtigkeit dem Einfluß eines Poles — sei es des positiven, sei es des negativen — unterworfen wurden, gebären nach ALEXANDER¹⁾ ausschließlich männliche Junge — wie KAMMERER meint, infolge erhöhter Sterblichkeit der weiblichen Embryonen unter der elektrischen Einwirkung. Eine Nachprüfung aller dieser Versuche mit vollkommeneren Hilfsmitteln unter Beseitigung der entstehenden gasförmigen Verbindungen (s. unten) scheint geboten.

Vom isoliert sitzenden Menschen, der mit einem Pol einer hohen Spannung liefernden Influenzmaschine leitend verbunden ist, wird eine leichte Erwärmung der Haut wahrgenommen, die wohl — ebenso wie die Empfindung einer zarten, scheinbar mit einem Spinnengewebe erfolgenden Berührung an Gesicht und Kopf — auf einer *Erregung sensibler Nerven* der äußeren Bedeckung durch dunkle Entladungen beruht²⁾. Vielleicht ist einem begleitenden Behaglichkeitsgefühl die Beruhigung und Schlafbeförderung zu danken, die der als elektrostatisches Bad bezeichneten Prozedur nachgesagt wird³⁾. Auf kleine behaarte Versuchstiere mag eine merkliche Effluvienbildung eher als Reiz wirken, der reflektorisch die Lungenventilation steigern und zu der von D'ARSONVAL⁴⁾ gefundenen Vermehrung der Kohlensäureausscheidung führen kann.

Nach PISANI⁵⁾ steigt bei statischer (besonders positiver) Aufladung des Menschen die calorimetrisch gemessene *Wärmeabgabe* um etwa 30% des Normalwertes während der 10 Minuten dauernden Applikation unter gleichzeitiger Zunahme der Körpertemperatur um einige zehntel Grad. MARTRE und FLORENCE⁶⁾ fanden bei gleichmäßig ernährten Menschen eine Vermehrung der totalen molaren *Diurese* unter Verminderung der Phosphate und Urate. STEEL und SNOW⁷⁾ beobachteten bei direkter Anwendung auf Leber- und Nierengegend (bes. mit statischem Wind) eine Zunahme der Diurese sowie des Gesamt- und besonders des Harnstoff-N, die sogar die Steigerung nach Zufuhr anderer Elektrizitätsarten übertraf. Entgegen diesen und ähnlich lautenden Angaben⁸⁾ vermochte aber YVON⁹⁾ (unter WEISS) am gesunden Menschen bei mehrtägiger Anwendung einer zweistündigen Aufladung mit etwa 100 000 Volt unter Berücksichtigung aller Kautelen (Ozon, Ruhe, Temperatur) keine wesentliche Veränderung von Puls, Körperwärme, Respiration sowie der Menge und Dichte, des

¹⁾ ALEXANDER (zitiert nach KAMMERER Handwörterb. d. Naturwiss. Bd. 10, S. 202. Jena 1913).

²⁾ Die Wirkung wird lokalisiert und verstärkt, wenn einem Körperteil eine Anzahl geerdeter oder mit dem anderen Pol verbundener Metallspitzen gegenübergestellt wird (sog. elektrischer Wind). Über örtliche Effekte vgl. den speziellen Teil.

³⁾ Vgl. u. a. A. VON LUZENBERGER: Die Franklinsche Elektrizität in der medizinischen Wissenschaft und Praxis. Leipzig 1905. Vielfach wird der negative Pol als sedativ, der positive als stimulierend bezeichnet (vgl. z. B. C. WEBB: Lancet, 10. April 1905). So berichtet u. a. GHILARDUCCI (Ann. d'électrol. et de radiol. Bd. 15, S. 651. 1912) Zunahme von Hämoglobin und Erythrocyten im Blut Chlorotischer bei positiver Aufladung.

⁴⁾ D'ARSONVAL: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1890 (zitiert nach LUZENBERGER: l. c. S. 43).

⁵⁾ PISANI: Giorn. internaz. delle scienze med. Bd. 25. 1903 (zitiert nach LUZENBERGER: l. c. S. 24 u. Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 6, S. 196. 1904).

⁶⁾ MARTRE, J. u. J. FLORENCE: Arch. d'électr. méd. Jg. 11, S. 193. 1903.

⁷⁾ STEEL, M.: Medical record vom 11. III. 1916 (Ref. in d. Zeitschr. f. diät. u. physikal. Therapie Bd. 21, S. 254. 1917). — SNOW, W. B.: Americ. journ. of electrotherapeut. a. radiol. Bd. 42, S. 375. 1924 (Ref. Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 31, S. 463. 1926).

⁸⁾ Z. B.: DAMIAN: Sur l'action physiologique de l'électr. statique, 1890. — VIGOUROUX, R.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 52, S. 679. 1900.

⁹⁾ YVON: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 52, S. 516. 1900; und Arch. d'électr. méd. Bd. 8, S. 256. 1900.

Harnstoff- und Phosphorsäuregehalts des Harnes nachzuweisen¹⁾. Die Vermutung MUNDs²⁾, es könnten *Hautfunktionen*, wie z. B. die Perspiratio insensibilis verstärkt sein, hat anscheinend keine ausreichende Prüfung gefunden; doch wird vermehrte Schweißabsonderung beschrieben, und auch die obigen Befunde PISANIS beruhen vielleicht auf verbesserter Durchblutung der Haut (vgl. den Abschnitt über spezielle Wirkungen). Die von CAPRIATI³⁾ und PISANI⁴⁾ mitgeteilte, aber nicht unzweifelhafte Zunahme der ergographisch gemessenen Leistungsfähigkeit der Muskulatur wird allenfalls als reflektorische Wirkung des Hautreizes zu betrachten sein (vgl. die erwähnten Versuche SCHNYDERS).

3. Elektrodynamische und magnetische Felder (Nieder- und Hochfrequenz).

Unzulänglich bzw. widerspruchsvoll sind die Mitteilungen über den Einfluß elektrodynamischer Induktion und des magnetischen Feldes auf die allgemeinen Äußerungen der Lebenstätigkeit.

Die Versuche von SPILKER und GOTTSTEIN⁵⁾, die Bakterienkulturen im Innern eines von Gleichstrom (12,5 Ampere) durchflossenen Solenoids zugrunde gehen sahen, wurden von FRIEDENTHAL⁶⁾, der auch betonte, daß eine Induktion bei dieser Anordnung nicht erfolgen kann, und von THIELE und WOLF⁷⁾ widerlegt. Bei Speisung der Spirale mit niederfrequentem Wechselstrom von bis zu 20 Ampere verzeichneten FRIEDENTHAL sowie THIELE und WOLF ebenfalls negative Ergebnisse. Auch ROUX konnte weder die Teilungsebene beeinflussen, noch morphologische Polarisierung hervorrufen, wenn er Froscheier, die in eine Glasröhre aufgesogen waren, durch ein um die Röhre gewickeltes Solenoid mit Gleich- oder technischem Wechselstrom umströmte⁸⁾.

Eine Wirkung des *ruhenden Magnetismus* vermißten ROUX⁹⁾ (Froschei), DU BOIS¹⁰⁾ (verschiedene Protisten, mit 50 000 CGS-Einheiten behandelt), COLOMBO¹¹⁾ (Infusorien, Eier von *Bombyx mori*), WINDLE¹²⁾ (Seidenspinnerei), BENEDICENTI¹³⁾ (Strongylocentrotuseier). Dagegen fand MAGGIORANI¹⁴⁾ an magnetisierten befruchteten Hühnereiern Entwicklungsverzögerung (Zurückbleiben an Gewicht und Größe bei Anwendung in den ersten Tagen der Bebrütung), geringe Verfrühung der Geburt und Vergrößerung der Sterblichkeit;

¹⁾ Nach ROUSSEL (La Franklinisation réhabilitée. Paris 1904. Kap. 2) fand YVON aber eine Vermehrung dieser Stoffe im Urin, wenn zwischen den einzelnen Sitzungen mehrtägige Intervalle lagen. Derartige Angaben finden sich in der zitierten Arbeit nicht, aus der sich höchstens sehr geringe Erhöhungen von Temperatur und Puls errechnen lassen.

²⁾ MUND, O.: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 4, S. 23. 1902.

³⁾ CAPRIATI: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 2, S. 21. 1900.

⁴⁾ PISANI: Arch. internaz. de med. e chir. 1903, S. 22 (zitiert nach LUZENBERGER: l. c. S. 43).

⁵⁾ SPILKER u. GOTTSTEIN: Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 1, Orig. Bd. 9, S. 77. 1891. — GOTTSTEIN: Ebenda Bd. 19, S. 602.

⁶⁾ FRIEDENTHAL, H.: Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 1, Orig., Bd. 19, S. 319 u. Bd. 20, S. 505. 1896.

⁷⁾ THIELE, H. u. K. WOLF: Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 1, Orig., Bd. 25, S. 650. 1899.

⁸⁾ ROUX, W.: Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl. III, Bd. 101, S. 39.

⁹⁾ ROUX, W.: Gesamm. Abhandl. Bd. 2, S. 144. Leipzig 1895.

¹⁰⁾ DU BOIS: Congr. de physique 1901, Bd. 2, S. 508 (zitiert nach BENEDICENTI).

¹¹⁾ COLOMBO: Gaz. med. ital. Bd. 48. 1904 (zitiert nach BENEDICENTI).

¹²⁾ WINDLE: Journ. of anat. a. physiol. Bd. 29, S. 346. 1895.

¹³⁾ BENEDICENTI, A.: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 16, S. 37. 1914.

¹⁴⁾ MAGGIORANI, K.: Allg. Wien. med. Zeitg. Jg. 24, S. 385, 396, 448. 1879. — Weitere Literatur bei BENEDICENTI.

die Untersuchung der Embryonen durch MOLESCHOTT ergab eine schon am zweiten Bebrütungstage erkennbare Verlangsamung der Ausbildung verschiedener Anlagen, insbesondere eine spärlichere Gefäßentwicklung. Auffallend ist, daß zunehmende Stärke des Magneten nicht von wesentlich ausgeprägterer Wirkung begleitet und die Lage des Eies zu den magnetischen Kraftlinien nicht entscheidend für das Ergebnis sein sollen. Ähnliche Resultate berichtet WINDLE, der auch bei nicht sehr durchsichtiger Versuchsanordnung erhöhte Sterblichkeit von Forelleneiern sah. Anwachsen der Mortalität und Entwicklungsstörungen beobachtete auch SCLATER¹⁾ bei einigen Versuchen mit Lepidopterenraupen. CHENEVEAU und BOHN²⁾, die ihre Objekte in Glasröhren zwischen die Pole von konstanten Elektromagneten (5000 bzw. 8000 Einheiten) brachten und durch einen zirkulierenden Wassermantel auf unveränderter Temperatur hielten, konnten an verschiedenen Infusorien (marines *Loxophyllum*, *Colpidium colpoda*, *Stylonychia*, marine Oxytrichiden, Vorticellen) bei mehr- (bis zu 5-) tägiger Einwirkung übereinstimmend, nur hinsichtlich der Schnelligkeit und des Umfanges wechselnd folgende Befunde erheben. Das magnetische Feld vermindert zunächst die Bewegung der Cilien, so daß die Beweglichkeit wesentlich abnimmt (die Geschwindigkeit sinkt auf $\frac{1}{5}$ bei *Loxophyllum*); die behandelten Tiere sterben viel rascher als die Kontrollen und vermehren sich gar nicht oder nur spärlich und unregelmäßig, in letzterem Falle bleiben die Individuen der neuen Generation klein und zeigen hohe Sterblichkeit. Es treten mithin durch den Magnetismus rasch Alterserscheinungen ein, die zum Tode führen und nicht durch Konjugation überwunden werden können; bei nicht zu langer Einwirkung ist Erholung möglich. Soweit also überhaupt ein Einfluß des ruhenden Magnetismus gesehen wurde, hat er sich als schädigend herausgestellt. In einem Teil der Fälle mag es sich allerdings relativ zum (sich bewegenden) Objekt gar nicht um ein ruhendes Feld handeln.

Vollkommen negative Ergebnisse verzeichneten neuerdings DRINKER und THOMPSON³⁾ bei Anwendung konstanter Magnetfelder von Stärken bis zu 1900 Gauss. Tanzmäuse, die 3 Monate lang täglich 15 Stunden in ein Feld von 2800 Gauss gebracht wurden, zeigten in Beweglichkeit, Appetit, Wachstum, Fruchtbarkeit, Nachwuchs, makroskopischem und mikroskopischem Aussehen der Organe keinen Unterschied gegen die Kontrolltiere. In Bestätigung und Ergänzung der Untersuchungen HERMANN⁴⁾ ergab sich auch an isolierten Organen (Erregbarkeit und Ermüdbarkeit des Nervmuskelpreparats des Frosches; Aktionsstrom des Katzennerven; chemisch-serologische Eigenschaften des Blutes) keine Funktionsänderung. Ebenso wenig konnten die Forscher, die ihre Hände oft den stärksten Feldern aussetzten, subjektiv irgendeinen Einfluß spüren. Sie verneinen daher auch eine Gesundheitsschädigung durch konstante Magnetfelder. Zusammenfassend wird man sagen müssen, daß bisher *keine* sicheren Unterlagen für die Annahme eines Einflusses des ruhenden Magnetismus gewonnen sind⁵⁾.

Im Falle des *bewegten Feldes* ist die Vorstellung naheliegend, daß es im Organismus Stromschwankungen induziert, die als Reize wirken können.

¹⁾ SCLATER: Proc. entomol. soc. London 1885 (zitiert nach BENEDICENTI).

²⁾ CHENEVEAU, C. u. G. BOHN: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 136, S. 1579. 1903.

³⁾ DRINKER u. THOMPSON: Journ. of industr. hyg. Bd. 3, S. 117. 1921 (zitiert nach dem Referat in den Ber. über die ges. Physiol. Bd. 9, S. 453. 1922).

⁴⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 43, S. 217. 1888.

⁵⁾ Nach A. DE HEMPTINNE (Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 34, S. 669. 1900) ist das konstante magnetische Feld (ca. 8000 Einheiten) ohne Einfluß auf die Rohrzuckerinversion und die katalytische Wirksamkeit von Ionen.

HERMANN¹⁾ gelang es, durch elektrodynamische Induktion in einem aus Muskeln und Nerven gebildeten Kreise Stromstöße zu erzeugen, die der Faserrichtung folgten und bei genügender Steilheit Zuckungen erregten. Ein ähnliches Vorgehen befolgte CREMER²⁾: er umfaßte einen eisengeschlossenen, von äußerst kräftigen, niederfrequenten Wechselströmen durchflossenen Transformator mit dem Arm und spürte, wenn er den Kreis schloß, indem er mit einem in der gleichseitigen Hand gehaltenen feuchten Wattebausch die Zunge oder das Augenlid berührte, einen deutlichen Geschmack bzw. helles Aufblitzen des Gesichtsfeldes und heftiges Brennen der Bindehaut; andere sensible Erregungen und Muskelkontraktionen waren nicht vorhanden. Ohne derartige Kunstgriffe werden aber im allgemeinen, wenn die ungeordnete Masse der Elektrolyte und semipermeablen Membranen des Zellenstaates in den Bereich eines solchen Wechselfeldes gelangt, höchstens regellos orientierte Strömchen induziert werden [HERMANN; BORUTTAU³⁾].

Auffallenderweise entsteht aber beim Menschen in starken, mit Wechselströmen erzeugten Magnetfeldern ein flimmerndes Aufleuchten des Gesichtsfeldes. Das Phänomen schien E. K. MÜLLER⁴⁾ unabhängig von der Richtung des Kopfes bzw. des N. opticus zur magnetischen Achse; nach MAGNUSSON und STEVENS⁵⁾ schwankt die Stärke der Sensationen bei Verschieben des Kopfes innerhalb der Spule nach der einen Seite oder bei Neigen der Spule gegen den Kopf, die Beobachtungen reichten aber nicht aus, um bestimmte Beziehungen aufzustellen. Während MÜLLER die Lichterscheinung nur mit sinusförmigen, nicht aber mit intermittierenden gleichgerichteten Strömen erhielt, beobachteten MAGNUSSON und STEVENS das Flimmern auch beim Entstehen und Vergehen des Feldes durch Schließen und Öffnen eines die Spule durchfließenden konstanten Stromes. Sie schildern den Effekt als ein schmales, glattes oder gewelltes Lichtband, das sich auf einer senkrechten Ebene rasch durch das Gesichtsfeld bewegt — abwärts bei Schließen, aufwärts bei Öffnen des Stromes (der Verlauf der Kraftlinien — aufwärts oder abwärts — ist für diesen Wechsel nicht maßgebend). Bei Schließen war das Bild heller und schärfer als bei Öffnen. Die Stärke der Sensation schien von der Intensität und der Raschheit des Wechsels des magnetischen Feldes abzuhängen. Bei Wechselstrom steigt die Wirksamkeit ebenfalls mit der Amperewindungszahl, d. h. der Feldstärke; doch liegt seine Reizschwelle kaum halb so hoch wie bei Gleichstrom. Bei anhaltender oder wiederholter Reizung läßt der Effekt bald nach, so daß immer stärkere Ströme zur Erregung benötigt werden. Die gleiche Feldstärke hat die größte Wirkung bei einer Frequenz von 20—30 Perioden pro Sekunde; nach FLEISCHMANN⁶⁾ liegt die günstigste Frequenz zwischen 25 und 50 Perioden. Unter- und oberhalb

¹⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 43, S. 217. 1888. Dasselbst Übersicht der älteren Literatur und ihrer vielfach zweifelhaften Ergebnisse. Vgl. auch die Kritik der Versuche von V. GRANDIS (Arch. ital. di biol. Bd. 37, S. 200 u. 313. 1902) durch HERMANN in seinen Jahresber. d. Physiol. Bd. 11, S. 25 (Berichtsjahr 1902). Eine Reihe von Gründen spricht dafür, daß es sich bei der HERMANNschen Beobachtung nicht um statische Influenz handelte.

²⁾ Mündliche Mitteilung.

³⁾ HERMANN, zitiert bei BORUTTAU: Elektrizität und Licht in der Medizin, S. 75 u. 81. Jena 1909. — MÜLLER, E. K.: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 4, S. 357. 1902 bezweifelt auf Grund seiner physikalischen Untersuchungen jegliche nennenswerte Induktion in feuchten Leitern. — Vgl. auch unten BERGONIER, BROCA u. FERRIÉ. Siehe jedoch z. B. HERMANN: Poggendorfs Ann. Bd. 142, S. 586. 1871.

⁴⁾ MÜLLER, E. K.: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 4, S. 357. 1902. — MÜLLER, W.: Ebenda S. 198. — BEER: Wien. klin. Wochenschr. 1902, Nr. 4. — FRANKENHÄUSER: Zeitschr. f. diät. u. physikal. Therapie Bd. 6, H. 1. 1902.

⁵⁾ MAGNUSSON, C. E. u. H. C. STEVENS: Americ. journ. of physiol. Bd. 29, S. 124. 1911/12.

⁶⁾ FLEISCHMANN: Naturwissenschaften Bd. 10, S. 434. 1922.

dieser Werte ändert sich auch der Charakter des Phänomens. Ein Nacheffekt wird nicht wahrgenommen. Nach E. K. MÜLLER ist das Flimmern am deutlichsten bei heller Beleuchtung und verschwindet mehr oder weniger in Dunkelheit und bei Augenschluß, während andere¹⁾ es bei geschlossenen Augen beobachtet haben. MAGNUSSON und STEVENS fanden sogar, daß die Ausschaltung äußeren Lichtes die Beobachtung der Schwellenwerte erleichterte und die Wahrnehmung von Veränderungen der Erscheinungsform des Phänomens ermöglichte. Gelegentlich bemerkt man schwache Zuckungen im M. orbicularis oculi; doch läßt sich zeigen, daß auf diese Weise verursachte rhythmische Druckschwankungen des Augapfels die Lichterscheinungen nicht bedingen (MAGNUSSON und STEVENS).

Vielleicht ist zur Erklärung der magnetische Faktor zu berücksichtigen. Die *magnetische Permeabilität*, deren Größe nach ZWAARDEMAKER²⁾ aus der Verschiebung zu berechnen ist, die eine in einem U-Rohr befindliche Flüssigkeit erleidet, wenn dessen einer Schenkel plötzlich in ein starkes magnetisches Feld gebracht wird, zeigt bei einzelnen Körperflüssigkeiten entsprechend ihrem differenten Diamagnetismus verschiedene Werte (auch Hämoglobinlösung ist diamagnetisch). Schon PLÜCKER³⁾ hat an Blut bei Herstellung eines magnetischen Feldes neben einer Abstoßung der ganzen Flüssigkeitsmasse eine relative Verschiebung der Erythrocyten zum Serum (im Sinne eines größeren Diamagnetismus) beobachtet. Die Annahme BEERS, daß das Flimmern auf einer vibratorischen Bewegung des Bulbus beruhe oder, bestimmter gefaßt, daß die roten Blutkörperchen mit den Polwechseln gegen das Medium oszillieren, hat also experimentelle Unterlagen. Diese Deutung würde eine Stütze in der von E. K. MÜLLER behaupteten Verminderung oder Aufhebung des Flimmerns in gelbem oder rotem Licht finden. In diesem Sinne ist vielleicht auch die Angabe von MAGNUSSON und STEVENS zu verwerten, daß man Nachbilder und Flimmern gleichzeitig ohne gegenseitige Störung wahrnehmen kann. Dieser Auffassung widerspricht jedoch die Angabe THOMPSONS, daß im starken Magnetwechselfeld (instantanes Maximum 1400 CGS-Einheiten, 50 Perioden) nach 2 bis 3 Minuten (!) eine Geschmacksempfindung wahrgenommen wird (keine Geruch- oder Gehörsensationen). MAGNUSSON und STEVENS betonen die rasche Ermüdung der Beobachter. Längere Einwirkung auf das Gehirn erzeugt angeblich Kopfschmerz (FLEISCHMANN); der „Durchstrahlung“ des Körpers wird ein beruhigender Einfluß nachgesagt⁴⁾.

Überzeugende objektive Befunde über eine *sekundäre* physiologische Wirkung von magnetischen (wie überhaupt von niederfrequenten elektrodynamischen) Wechselfeldern auf den Gesamtorganismus scheinen nicht vorzuliegen. Zwar beschreibt RODARI⁵⁾ eine kurze belebende Wirkung auf die Pulsation des hypodynamen isolierten Froschherzens, KUZNITZKY⁶⁾ eine Zunahme des Hämoglobingehalts des kreisenden Blutes beim Menschen. Dagegen sah COLOMBO⁷⁾

¹⁾ Zum Beispiel THOMPSON, S. P.: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B. Bd. 82, S. 396. 1910.

²⁾ ZWAARDEMAKER u. BAKKER: Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 3, S. 350. 1919. — ZWAARDEMAKER: Ebenda Bd. 7, S. 591. 1923.

³⁾ PLÜCKER: Poggendorffs Ann. Bd. 73, S. 549. 1848. Ähnlich verhält sich nach P. die Milch mit ihren Fettkügelchen.

⁴⁾ Zusammenstellung der (überwiegend klinischen) Arbeiten bis 1905 bei BORUTTAU: Elektrizität und Licht in der Medizin, S. 83. Jena 1909. — Vgl. ferner MARTIN, K.: Zeitschr. f. diät. u. physikal. Therapie Bd. 12, S. 145. 1909.

⁵⁾ RODARI: Berlin. klin. Wochenschr. Jg. 38, S. 628. 1901.

⁶⁾ KUZNITZKY, zitiert nach EULENBURG: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 4, S. 392. 1902; Ärztl. Rundsch. 1901, Nr. 50.

⁷⁾ COLOMBO: Ann. d'électrobiol. 1905, H. 2. Vgl. auch den erwähnten negativen Befund von ROUX an Froscheiern.

keinen Einfluß auf die Inkubation und Entwicklung von Froscheiern, auf das Wachstum von Seidenraupen und nur zweifelhaften Einfluß auf Elementarorganismen; nach CREMER¹⁾ zeigen Frösche und Kaninchen keine augenfällige Veränderung; der isolierte Froschnerv wird weder in axialer noch in äquatorialer Lage erregt (RODARI), ebensowenig der freigelegte, von den Kraftlinien des Wechselfeldes durchquerte Katzenischiadicus (MAGNUSSON und STEVENS). Dagegen fand KRAWKOFF²⁾ bei Schließen oder Öffnen eines Stromes im Elektromagneten am künstlich durchbluteten isolierten Kaninchenohr mittels Tropfenzählung rhythmische Gefäßverengerungen, die das Entstehen und Verschwinden des magnetischen Feldes einige Zeit überdauerten. LASAREFF, KAHN und JAURE³⁾ beobachteten ebenfalls bei Herstellung des Magnetfeldes in den senkrecht zu den Kraftlinien ausgespannten Gefäßen der Zunge und Schwimmhaut des Frosches in der großen Mehrzahl der Versuche meßbare Kontraktionen der kleinen Arterien, durch die der Blutstrom in seiner Geschwindigkeit — zuweilen bis zur vorübergehenden Stase — verändert wird. Die Autoren denken an eine Erregung der Ganglienzellen der Gefäßwand, die mit periodischer Tätigkeit reagieren. Die Schwankungen der Gefäßweite sind aber meist sehr klein, so daß ihr Anteil an dem besprochenen entoptischen Flimmern zweifelhaft bleibt. Obschon also eine besondere Wirkungsmöglichkeit nicht geleugnet werden kann, fehlen bisher die Beweise für den physiologischen Allgemeineffekt derartiger „molekularer Erschütterungen“.

In vitro sind bekanntlich chemische Zersetzungen hochmolekularer organischer Stoffe beobachtet worden. ROSENTHAL⁴⁾ brachte Proteine, Stärke, Glucoside und Disaccharide in wäßriger Lösung in ein von intermittierendem Gleichstrom oder annähernd sinusoidalem Wechselstrom (5–10 Ampere) gespeistes Solenoid und beobachtete bei bestimmten Frequenzen eine Zerlegung nach Art eines fermentativen Prozesses. So wurde Stärke bei 440–480 Schwingungen pro Sekunde in derselben Reihenfolge wie bei Einwirkung diastatischer Enzyme allmählich hydrolytisch gespalten, zerfielen Proteine bei 320–360 Perioden in Albumosen und Peptone⁵⁾. Höhere und geringere Frequenzen waren auf den betreffenden Stoff ohne Einfluß. Es kann daher nicht eine durch die hohe Spannung hervorgerufene Ionisation der Flüssigkeit das wirksame Agens abgeben, auch einer Temperaturzunahme ist der Effekt nicht zuzuschreiben. Es nimmt nämlich die in dem schlecht leitenden Medium an sich sehr geringe Wärmeentwicklung durch die Foucaultströme jeweils im Bereich der wirksamen Frequenz ab, so daß an eine Absorption der Schwingungsenergie durch die zu spaltende Substanz gedacht werden kann (Gleichströme derselben Stärke bedingen keinen Zerfall). Neuerdings hat WILKE⁶⁾ eine elektive Absorption elektrischer Wellen durch verschiedene anorganische Kolloide und Veränderungen des jeweils absorbierenden Kolloids durch die Bestrahlung nachgewiesen.

Umstritten ist auch die Frage, ob der *Stoffwechsel* durch *hochfrequente Schwingungsfelder* verändert wird. Bei dem als Autokonduktion bezeichneten Verfahren befindet sich das Objekt bekanntlich im Innern eines Solenoids, das von hochgespannten Hochfrequenzströmen durchflossen wird,

¹⁾ CREMER: Mündliche Mitteilung über Versuche in der Allg. Elektrizitätsgesellschaft, Berlin.

²⁾ KRAWKOFF, zitiert nach P. P. LASAREFF, J. L. KAHN u. G. G. JAURE: Journ. d. exp. Biol. u. Med., Sonderdruck aus Nr. 7, S. 160. 1926 (Russisch).

³⁾ LASAREFF, KAHN u. JAURE: Zitiert unter 2.

⁴⁾ ROSENTHAL, J.: Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1908, Bd. 1, S. 20.

⁵⁾ Glucoside und Disaccharide brauchen wesentlich größere Frequenzen (keine Zahlenangabe).

⁶⁾ WILKE: Vortr. auf der 89. Vers. Deutscher Naturf. u. Ärzte, Düsseldorf 1926.

die aus einzelnen, in relativ langen Pausen aufeinanderfolgenden Schwingungsgruppen bestehen, deren jede 10—20 Wellen von fallender Amplitude mit einer Sekundenfrequenz von 300 000—600 000 Perioden umfaßt. Der Integralwert der Intensität übersteigt gewöhnlich nicht einige Ampere. Nach der Auffassung d'ARSONVALS¹⁾, auf den diese Untersuchungen zurückgehen, werden in den Geweben, die in sich geschlossene Kreise darstellen, Ströme induziert, die infolge ihrer hohen Frequenz Nerven und Muskeln nicht erregen, jedoch den Umsatz des Organismus fördern. Nach BERGONIER, BROCA und FERRIÉ²⁾ ist aber selbst bei starken Strömen [Integralintensität 18—24 Ampere, erste Schwingung jeden Wellenzuges bis zu 620 Ampere³⁾] der Energieverbrauch einer gut leitenden Salzlösung sehr klein und beim Menschen entsprechend dem großen Leitungswiderstand der tierischen Gewebe verschwindend gering. Nach NAGELSCHMIDT⁴⁾ erhält man aber in kleinen, mit 10—12 Ampere gespeisten Solenoiden einen, allerdings geringen, thermischen Effekt der Foucaultströme im Gewebe.

Auch die physiologischen Beobachtungen d'ARSONVALS sind vielfach angefochten, von manchen allerdings auch gestützt worden. Er selbst fand Gaswechsel und Wärmeabgabe des Kaninchens erhöht, und nach BORDIER und LECOMTE⁵⁾ ist die calorimetrisch gemessene Wärmeproduktion bei derselben Tierart nach viertelstündiger Autokonduktion vermehrt. BORUTTAU⁶⁾ erblickt in diesen Ergebnissen nur die Folge einer unvermeidlichen Beunruhigung durch die Wirkung der Hochspannung auf die langen Haare der Tiere [das Versuchsobjekt wird auf ein hohes Potential geladen, so daß man Funken aus ihm ziehen kann⁷⁾]. Jedenfalls sahen LOEWY und COHN⁸⁾ am Menschen nur gelegentlich eine kleine Zunahme des Sauerstoffverbrauchs, die kaum die Fehlergrenze überschritt. Auch QUERTON⁹⁾ verzeichnete bei Mensch und Tier negative Resultate, während VINAJ und VIETTI¹⁰⁾ eine Vermehrung der Stickstoff- und Phosphatausscheidung des Menschen berichten. Nach BAIN und EDGEcombe mit FRANKLIN bzw. KIDD und MILLER¹¹⁾ zeigt der gesunde Mensch erhöhte Abgabe von Gesamt-N, Harnstoff, Harnsäure, Sulfaten und Phosphaten bei gleichzeitiger Abnahme der Acidität im vermehrten Urin; ferner vorübergehende Verminderung der weißen und roten Blutkörper (die Angaben über den Hämoglobingehalt sind widersprechend).

Auf die behauptete Regelung verschiedener Stoffwechselstörungen [Hebung der Diurese, der Harnsäureausscheidung¹²⁾] durch die Autokonduktion braucht

¹⁾ d'ARSONVAL: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 117, S. 34. 1892; La semaine médicale 1893, S. 340; Arch. d'électr. méd. Bd. 1, S. 133. 1893; Arch. de physiol. Bd. 25, S. 401. 1893.

²⁾ BERGONIER, BROCA u. FERRIÉ: Arch. d'électr. méd. Nr. 223, S. 731. 1907 u. Nr. 278, S. 41. 1910. — Vgl. jedoch TOMMASINA: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 1, S. 151. 1899.

³⁾ Über die Definition der magnetischen Stärke des oszillierenden Feldes und ihre Messung vgl. DOUMER: Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 12, S. 119, 147 u. 179. 1910.

⁴⁾ NAGELSCHMIDT: Lehrbuch der Diathermie, S. 68. 2. Aufl. Berlin 1921.

⁵⁾ BORDIER u. LECOMTE: Arch. d'électr. méd. Bd. 10, S. 83. 1902.

⁶⁾ BORUTTAU: Elektrizität und Licht in der Medizin. Jena 1909.

⁷⁾ Vgl. J. BAEDCKER: Die Arsonvalisation. Wien 1902; Wien. Klin. 1901, Nr. 10 u. 11, S. 76.

⁸⁾ LOEWY u. COHN: Berlin. klin. Wochenschr. 1900, Nr. 34.

⁹⁾ QUERTON, zitiert nach BERGONIER: Borutttau-Manns Handb. Bd. II, 2, S. 882.

¹⁰⁾ VINAJ u. VIETTI: Giorn. di elettr. med. Bd. I, S. 61. 1901.

¹¹⁾ BAIN, W., EDGEcombe, W. u. H. FRANKLIN: Lancet 1905, S. 1125. — BAIN, W., EDGEcombe, W., KIDD, W. S. u. S. MILLER: Lancet Bd. 200, S. 905. 1921. — Vgl. auch J. DENOYÈS: Ann. d'électrobiol. 1902, S. 657.

¹²⁾ Zum Beispiel DELHERME u. LAQUERRIÈRE: Bull. gén. de théor. 1907, S. 699 u. 730. — CHANOT: Arch. d'électr. méd. 1906, S. 547. — APOSTOLI u. BERLIOZ (Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 47, S. 199. 1895) finden Abnahme der Harnsäure- und Zunahme der Harnstoffausscheidung.

schon deshalb nicht eingegangen zu werden, weil gesicherte Erfahrungen nicht vorliegen und fast jede Heilanzeige auch Ablehnung erfahren hat. Besonders erwähnt sei nur, daß die Glucosurie im Diabetes nicht vermindert wird¹⁾.

Während D'ARSONVAL²⁾ mit seinen Mitarbeitern einen vorübergehenden Verlust des Farbbildungsvermögens und Verlangsamung des Wachstums durch Autokonduktion (ohne Veränderung der Form und der Pathogenität) bei *Pyocyaneusbakterien* und Entgiftung von *Toxinen* sowie *Resistenzsteigerung* am infizierten Tier beobachtete, nach MARZAGALLI und MARAGLIANO³⁾ auch die Giftigkeit wäßriger Tuberkelbacillenauszüge herabgesetzt wird und giftige Antigenreste im antitoxischen Serum unter Erhaltung der Neutralisationswirkung zerstört werden, konnte BUCHNER⁴⁾ an der trypanosomeninfizierten Maus keinen Einfluß auf Infekt und Antikörperproduktion nachweisen. Möglicherweise kommt auch die *Bildung mikrobizider Substanzen* in der Atmosphäre in Frage, die die Virulenz der Kulturen schwächen können [FOULERTON und KELLAS⁵⁾]. Auf die mögliche Vortäuschung physiologischer Effekte elektrischer Maßnahmen durch derartige Stoffe (salpetrigsaure und salpetersaure Verbindungen, vielleicht Ozon, H₂O₂) wird noch eingegangen werden. Aber auch bei Schutz gegen diese Gase und Dämpfe sollen Seeforelleneier, die im Furchungsstadium täglich bis zu einer Stunde einem hochfrequenten und hochgespannten Wechselfeld ausgesetzt werden, Monstrositäten hervorbringen, und zwar um so zahlreicher, je länger die elektrische Behandlung fortgesetzt wurde [Mehrfachbildungen und Bildungsdefekte, als deren Ursache die Entstehung von Pseudomembranen zwischen einzelnen Blastomeren vermutet wird. GIANFERRARI und VANINO⁶⁾]. Dieselben Forscher beobachteten unter den gleichen Bedingungen an Seeigelleiern eine Lockerung der Blastomeren. PICCININO⁷⁾ fand eine ähnliche Förderung der Gespinstentwicklung der Seidenraupen wie bei der Franklinisation, auch sollen die behandelten Exemplare zahlreichere Eier ablegen.

4. Hochfrequenzströme.

Werden die D'ARSONVALschen Hochfrequenzströme unter Abzweigung vom Solenoid dem Objekt unmittelbar oder unter Zwischenschaltung einer auf einer flächenhaften Elektrode ausgebreiteten Isolierschicht, auf die der Körper als Kondensatorbelag gebettet ist, zugeführt, so wirken sie wahrscheinlich nur *thermisch* nach Maßgabe der im Organismus entstehenden JOULEschen Wärme

¹⁾ Vgl. z. B. WIDAL: Arch. d'électr. méd. 1906, S. 619. — Literaturübersicht bei GALLI: Boruttau-Manns Handb. Bd. II, 2, S. 677; auch BORUTTAU: Elektrizität und Licht in der Medizin. Jena 1909. S. 77.

²⁾ D'ARSONVAL u. CHARRIN: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 6. Mai u. 15. Juli 1893; Arch. de physiol. Bd. 25, S. 664. 1893. — PHISALIX u. D'ARSONVAL (zitiert nach J. BERGONIER: Boruttau-Manns Handb. Bd. II, 2, S. 892). — Vgl. auch Ann. d'électrobiol. 1898, Nr. 1, S. 1. Die von P. LESAGE (Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 145, S. 1299. 1907) beobachtete Beschleunigung des Wachstums und der Sporenkeimung bei *Penicillium* beruht auf einer Erwärmung der Kultur infolge Erhitzung der Solenoidspiralen. — D'ARSONVAL: Diskussionsbemerkungen in der Sitzung der Soc. franç. d'électrother. et de radiol. Paris, 19. Dez. 1912 (zitiert nach Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 14, S. 95. 1912—17).

³⁾ MARZAGALLI, E. u. V. MARAGLIANO: Ann. dell' istit. Maragliano Bd. 6, S. 315. 1912.

⁴⁾ BUCHNER, A.: Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 74, S. 441. 1913.

⁵⁾ FOULERTON, A. G. R. u. M. KELLAS: Lancet vom 19. Mai 1906.

⁶⁾ GIANFERRARI, L. u. E. P. VANINO: Atti d. reale acad. dei Lincei, rendiconto, 1. u. 2. sem., Ser. 5, Bd. 32, S. 576. 1923; Boll. d. soc. di biol. speriment. Bd. 1, S. 252. 1926.

⁷⁾ PICCININO, F.: Ann. di elettric. med. Bd. 1, Nr. 1. 1902. Über Stimulation von Pflanzenkeimen im hochfrequenten Wechselfeld (500000 Perioden günstig, 1500000 schädlich) vgl. E. BENEDETTI: Atti d. reale accad. dei Lincei, rendiconti, 1. u. 2. Sem. (6) Bd. 4, S. 324. 1926.

[BORDIER und LECOMTE¹⁾]. Nach D'ARSONVAL soll allerdings die Wirkung der Hochfrequenzströme beim Durchgang durch Kolloide mit dem thermischen Effekt nicht erschöpft sein²⁾. Obschon die Ströme den betreffenden Körperquerschnitt in hoher Dichte passieren [MARAGLIANO³⁾], wobei sie sich gemäß dem KIRCHHOFFSchen Gesetz nach dem Widerstand der Gewebe verteilen (WILDERMUTH⁴⁾], setzen sie wegen ihrer hohen Frequenz keine Erregungen in den sensibeln und motorischen Gebilden — es sei denn, daß infolge ungünstiger Dämpfung und langsamer Folge der Schwingungsgruppen jede erste Welle nach dem NERNSTschen Quadratwurzelgesetz zum wirksamen Reiz wird⁵⁾. Zur Vermeidung derartiger Störungen ist es daher zweckmäßig, für die Durchwärmung eine möglichst kontinuierliche Folge gleichgroßer hochfrequenter Schwingungen zu benutzen, wie es bei der Diathermie geschieht⁶⁾. Selbstverständlich ist auch bei diesem Verfahren, schon durch die begleitende Temperaturerhöhung, der erträglichen Intensität eine Grenze gezogen⁷⁾.

SCHERESCHEWSKY⁸⁾ bediente sich kontinuierlicher Hochfrequenzströme (aus einem Elektronenröhrengenerator) von reiner Wellenform und abstimmbarer Frequenz (bis 135 000 000 Hertz in der Sekunde) und schaltete Mäuse mittels der Kondensatormethode in den Sekundärkreis: die Tiere erlitten in wenigen Minuten schwere, meist tödliche Schädigungen unter den Zeichen der Hyperthermie (Rectumtemperatur 5–6° C erhöht); überlebende Tiere zeigten Haut-ekchymosen, Nekrosen von Ohren und Schwanz. Zwischen der Häufigkeit der tödlichen Wirkung und der Frequenz der Ströme ergaben sich auffallende Beziehungen: die Sterblichkeit wächst (mit einigen Schwankungen) von 135 bis 60 Millionen Perioden, bleibt dann auf gleicher Höhe bis zu 20 Millionen Perioden; mit weiterer Frequenzabnahme schwankt die Mortalität, bis sie bei ca. 10 Millionen Perioden plötzlich ansteigt, um bei etwa 9 Millionen ein Maximum zu erreichen. Bei dieser Periodenzahl scheint ein Umkehrpunkt zu liegen, da nunmehr mit fallender Frequenz die Schädlichkeit des Stromes abnimmt. SCHERESCHEWSKY denkt an die Möglichkeit, daß bestimmte Frequenzen mit der natürlichen Schwingungszahl der Oszillationen organischer Moleküle in Resonanz

¹⁾ BORDIER u. LECOMTE: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences vom 30. Dez. 1901 (in der Diskussion D'ARSONVAL).

²⁾ D'ARSONVAL: Sitzungsber. der Soc. franç. d'électrothér. et de radiol. Paris, 19. Dez. 1912 (Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 14, S. 95. 1912–17). — Vgl. auch L. STIENBÖCK: Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 30, S. 203. 1925.

³⁾ MARAGLIANO: Clin. med. 1900, Nr. 7.

⁴⁾ WILDERMUTH: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 22, Heft 4. 1911. Nach den Untersuchungen von O. SCHMIDT (Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 55, S. 51. 1926) tritt jedoch bei hochfrequentem Wechselstrom eine Verschiebung der Strombahnen gegen die Oberfläche ein, wobei besonders die Subcutis hohe Werte erreichen soll; die Untersuchungen beschränken sich aber auf die Extremitäten. Zu dieser Frage vgl. auch H. BORDIER: Arch. d'él. méd. Jg. 35, S. 389. 1927. — BETTMANN, R. B. u. N. N. CROHN: Journ. of the Americ. med. assoc. Bd. 88, S. 532. 1927 (beide zit. nach den Referaten der Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 34, S. 194. 1927 u. Bd. 35, S. 2. 1928). — KURTZAHN u. FREY: Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. Bd. 40, S. 386. 1927.

⁵⁾ Nach DANILEWSKY (Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität, S. 149 u. 215. Leipzig 1902) werden im Solenoid den D'ARSONVALschen Strömen ausgesetzte Tiere unruhig, wenn man ihnen einen geerdeten Leiter nähert und verfallen in Krämpfe, sobald er sie berührt. Werden die gewöhnlichen Hochfrequenzströme gleichgerichtet, so erregen sie Nerv und quergestreiften Muskel heftig und haben auch erhebliche elektrolytische Wirkung (CLUZET u. CHEVALIER: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 181, S. 890. 1925; Arch. d'él. méd. Jg. 34, S. 65. 1926).

⁶⁾ Vgl. NAGELSCHMIDT: Lehrbuch der Diathermie, S. 21 ff. 2. Aufl. Berlin 1921.

⁷⁾ S. auch SCHITTENHELM: Therap. Monatsh. Bd. 25, H. 6. 1911.

⁸⁾ SCHERESCHEWSKY, I. W.: Public health reports Bd. 41, S. 1939. 1926 (zit. nach Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 32, S. 241. 1926/27).

stehen und aus diesem Grunde den Organismus weniger schädigen als körperfremde Frequenzen (man kann mit mindestens demselben Recht das Gegenteil annehmen).

RUMPF¹⁾ hat den Wellenverlauf absichtlich derart gewählt, daß die von seinem Instrumentarium gelieferten oszillierenden Ströme (Frequenz ca. 1000000 Perioden) neben geringer Erwärmung mehr oder weniger energische Reizwirkung entwickeln. Bei Zuleitung solcher Ströme mit Kondensatorelektroden an Brust und Füßen zeigte sich zwar eine merkliche Steigerung der Kohlensäureabgabe, der Sauerstoffverbrauch war aber kaum erhöht. Zugrunde lag vermutlich nur eine durch *Hautreiz* bedingte reflektorische Zunahme des Atemvolumens: die vertiefte Respiration erklärt die Zunahme der CO₂-Ausscheidung, die vermehrte Tätigkeit der Atemmuskulatur den geringen Anstieg der O₂-Aufnahme. Eine spezifische Anregung der Oxydationen fehlte im Organismus²⁾, obschon die oszillierenden Ströme in Lösungen, besonders bei Gegenwart von Luft, *chemische Aktivität* entfalten (Abspaltung von freiem Jod aus Salzen. Zuckerzersetzung blieb zweifelhaft). Bei kräftiger Durchströmung der Bauchhöhle wird die Urinsekretion vermehrt³⁾. Auf Bakterien wirken die oszillierenden Ströme wachstumsschwächend, aber nicht abtötend. Bei gleichzeitiger Anwesenheit von Jodsalzen, die allein keine Wirkung ausüben, werden Mikroorganismen verschiedenster Art (Typhus-, Coli-, Tuberkel-, Diphtheriebacillen usw., Hefe, Paramäcien, Essigälchen) — vermutlich durch freiwerdendes Jod — abgetötet [Gegenwart von Eiweiß verhindert die Sterilisation⁴⁾].

Ähnlich beschaffene, aber minderfrequente (ca. 10 000 Perioden) oszillierende Ströme hat DANILEWSKY⁵⁾ zu seinen Untersuchungen über die erregende Wirkung elektrischer Schwingungsfelder benutzt; Beobachtungen über sekundäre Vorgänge hat er nicht mitgeteilt. Wie DANILEWSKY verwendet auch STEFFENS⁶⁾ einen Pol der offenen sekundären Induktorspirale, und zwar den negativen

¹⁾ RUMPF: Die Behandlung der Herz- und Gefäßkrankheiten mit oszillierenden Strömen. Jena 1915. — Vgl. auch MIRTO: Giorn. di elett. med. März-April 1906 (Ref. Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 8, S. 350. 1906).

²⁾ Erhöhung der Körperwärme durch direkt zugeleitete hochfrequente Ströme ist natürlich mit Änderungen des Stoffwechsels verbunden, die aber nicht in diesen Zusammenhang gehören. Vgl. ZIMMERN u. TURCHINI: Arch. d'électr. méd. Nr. 245. 1908. — BERGONIER: Soc. franç. d'électrothér. et de radiol. Paris, 19. Dez. 1912 (Sitzungsber. Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 14, S. 95. 1912—17). — v. ZEYNEK: 4. internat. Congr. f. Physiotherapie Berlin 1913 (Ref. Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 14, S. 72. 1912—17). — DURIG u. GRAU: Biochem. Zeitschr. Bd. 48, S. 480. 1913. — STARY, Z.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 85, S. 138. 1926. — STARY, Z. u. W. E. STEIN: Ebenda Bd. 85, S. 551. 1927. — Vgl. auch die Literaturübersicht bei KOWARSCHIK: Die Diathermie, S. 152. 3. Aufl. Berlin 1921. — Ferner H. SCHADE: ds. Handb. Bd. XVII, S. 442. 1925. — Hierher gehört auch die durch Autokondensation erzielte Verminderung des Muskeltonus, die nur eintritt, wenn die Stromzufuhr bis zum Schweißausbruch getrieben wird (TUTTLE, W. W. u. E. WILLIAMS: Americ. Journ. of physiol. Bd. 74, S. 650. 1925). Die Erwärmung erschläfft den Muskel und setzt, wie alle zur Erschlaffung führenden Maßnahmen, den (am Patellarreflex gemessenen) Tonus herab (JACOBSEN, E. u. A. J. CARLSON: Ebenda Bd. 73, S. 324. 1925).

³⁾ RUMPF: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 137, S. 329. 1911.

⁴⁾ PHILIPP u. CARTHAUS: Zeitschr. f. physikal. u. diät. Therapie Bd. 25, S. 534. 1921.

⁵⁾ DANILEWSKY, B.: Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität. Leipzig 1902. — Vgl. auch L. MOROKHEWETZ: Le physiologiste russe Bd. 1, S. 209. 1898/99. Die einschlägigen Angaben DANILEWSKYs in der zweiten, nur russisch erschienenen Ausgabe seines Buches (1901) konnte ich leider nicht durchsehen. Die Einwände LOEBs (Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 67, S. 483. 1897), daß es sich in diesen Versuchen um elektrostatische Influenz handle, sind hinfällig geworden, nachdem BALLIN (Ber. ges. Physiol. Bd. 42, S. 582. 1928) unter Leitung von GILDEMEISTER nachweisen konnte, daß ein Nervmuskelpreparat die von einem Röhrensender ausgeschiedenen Wellen (1200—70000 Hertz) aufnimmt und in seiner Reaktion den Gesetzen der gewöhnlichen Wechselstromreizung folgt.

⁶⁾ STEFFENS, P.: Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 29, S. 117. 1925 (Literatur!) u. Bd. 30, S. 241. 1925.

(auf den Öffnungsinduktionsschlag bezogen), der nach seiner Ansicht bei möglicher Unterdrückung des Schließungsinduktionsstroms eine Ausstrahlung nur negativer Ionen hergibt¹⁾, die nach Art eines elektrischen Windes aus einem Drahtnetz (Käfig) oder einer Spitzenelektrode auf das Objekt übergehen (sog. *Anionenbehandlung*). Beim Menschen entsteht außer leisem Prickeln und Spannen der Haut sowie nachfolgender leichter Müdigkeit keine Empfindung. Nach EISELT²⁾ wird die Ausscheidung der Harnsäure im Urin vermehrt, die — besonders beim Gichtiker — aus ihren Depots mobilisiert werden soll, während Gesamt-, Harnstoff- und Ammoniak-N unverändert bleiben, Glucosurie und Acidose beim Diabetiker nicht vermindert werden (übrigens entspricht das von EISELT benutzte Instrumentar mehr der RUMPFschen als der STEFFENSSchen Anordnung). In Form des elektrischen Windes entfaltet der Anionenstrom nach STEFFENS³⁾ eine baktericide Wirkung auf Typhusbacillenkulturen, die aber unvollkommen und auch mit dem positiven Pol zu erzeugen ist. Unzweifelhaft besteht bei derartigen Versuchen eine mindestens bedeutende *Nebenwirkung von schädigenden Dämpfen* (Ozon, NO₂ usw.). So zeigte LESAGE⁴⁾, daß in einer durch Betrieb eines Induktoriums verunreinigten Atmosphäre die Keimung der Sporen von Penicillium ohne Elektrisierung ebenso verlangsamt wurde, wie bei Aufenthalt der Kultur zwischen zwei Konduktorplatten des arbeitenden Induktoriums.

In noch höherem Maße kommt dieser Faktor zur Geltung, wenn ein *Funkenübergang* auf die behandelten Mikroben selbst erfolgt, mögen die Entladungen der Kondensatorelektrode oder die sprühenden Funkenstrahlen des OUDINSCHEN⁵⁾ Resonators angewandt werden [FOULERTON und KELLAS⁶⁾]. Demgemäß gelingt die Sterilisation von Bakterienkulturen nur an der Oberfläche, so daß selbst bei Plattenkulturen nicht alle Keime vernichtet werden [BERGONIÉ und TRIBONDEAU⁷⁾]. Amöben und Ciliaten gehen unter Plasmolyse zugrunde, doch bleiben im Kulturmedium lebensfähige Individuen erhalten; auch in Mäusetumoren restieren nach halbstündiger Behandlung wachstumsfähige Zellen [WASILIEWSKI und HIRSCHFELD⁸⁾].

SCALA und SETTE⁹⁾ behandelten Kaninchen täglich 10 Minuten mit der Rectumelektrode eines sog. Hochfrequenzapparats (15000 Unterbrechungen, 20000—30000 Volt, Stromstärke < 1 mA) und fanden (bei kühler Außentemperatur) im Tagesharn bei verminderter Diurese eine bedeutende Abnahme des Calciumgehaltes und der Alkaleszenz, häufig freies Ammoniak (auf Abspaltung labiler Aminogruppen bezogen, da Gärung fehlte). Sie nehmen an, daß der Hochfrequenzstrom die Gewebeskolloide hydrolysiere und auf diese Weise Säuren freimache, folglich die Hydrophilie der Gewebe vermehre — zum Ausgleich werde Calcium retiniert.

II. Spezielle Wirkungen.

1. Konstanter Gleich- und niederfrequenter (sinusoidaler) Wechselstrom.

Die wichtigsten speziellen Wirkungen, die elektrische Ströme auf den Gesamtorganismus höherer Tiere, besonders des Warmblüters, schon bei kurzer Fließdauer ausüben können, betreffen die Einrichtungen, welche die integrative

¹⁾ Vgl. dagegen RUMPF: Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 30, S. 1. 1925.

²⁾ EISELT, R.: Klin. therap. Wochenschr. Bd. 20, H. 1. 1913.

³⁾ STEFFENS, P.: Therap. Monatsh. Jg. 27, S. 131. 1913.

⁴⁾ LESAGE, P.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 143, S. 695. 1906.

⁵⁾ OUDIN: Arch. d'électr. méd. Bd. 1, S. 528. 1893.

⁶⁾ FOULERTON, A. G. R. u. A. M. KELLAS: Lancet 19. Mai 1906.

⁷⁾ BERGONIÉ u. TRIBONDEAU: Arch. d'électr. méd. Nr. 261. 1909.

⁸⁾ WASILIEWSKI u. HIRSCHFELD: Münch. med. Wochenschr. 1908, Nr. 37.

⁹⁾ SCALA, A. u. N. SETTE: Ann. d'ig. Jg. 36, S. 642. 1926.

Funktion des Lebewesens aufrecht erhalten: den *Kreislauf* und das *Nervensystem*. Im Laufe der historischen Entwicklung ist das Hauptgewicht bald auf den einen, bald auf den anderen dieser Apparate gelegt worden. So haben u. a. D'ARSONVAL¹⁾ und KRATTER²⁾ den Tod, der bei bestimmten Stromstärken eintritt, auf Schädigungen des verlängerten Marks mit Atemlähmung und nervöser Störung der Zirkulation bezogen, während z. B. TATUM³⁾ eine von nervösen Einflüssen unabhängige primäre Herzlähmung vor dem Aussetzen der Respiration beobachtete. Eine Lösung der Gegensätze brachten die Arbeiten von PREVOST und BATTELLI⁴⁾, die späterhin durch eine Reihe von Forschern [BORUTTAU⁵⁾, RODENWALDT⁶⁾, WEISS⁷⁾] bestätigt und erweitert wurden. Auch JELLINEK⁸⁾ kam in Tierversuchen zu denselben Ergebnissen wie diese Autoren, macht aber für den Menschen verschiedene Vorbehalte und Einwendungen⁹⁾.

Die Ergebnisse von PREVOST und BATTELLI lauten in Kürze, daß niedergespannte Ströme Herzflimmern hervorrufen, das bei Anwendung von Strömen hoher Spannung nicht auftritt; letztere hemmen vielmehr die Nervenzentren. Demgemäß ist es unter Umständen entscheidend, welches Organ von einem Strom genügender Dichte durchflossen wird.

Wieweit diese Lehre, die sich auf die Erfahrungen mit konstantem Gleich- und niederfrequentem (sinusoidalem) Wechselstrom stützt, begründet ist, wird sich aus der Darstellung der Einzeltatsachen ergeben.

Schon schwache Ströme dieser Art entfalten eine Wirkung auf den *Kreislauf*; doch hat die allgemeine Anwendung einige Milliampere betragender galvanischer und sinusoidaler sowie faradischer Ströme, meist aus ärztlichen Gründen am Menschen im sog. *Vierzellenbad* oder *Vollbad* vorgenommen, keine einheitlichen Ergebnisse gebracht¹⁰⁾. Zwar wurde die Pulsfrequenz gewöhnlich

¹⁾ D'ARSONVAL: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 100, S. 239 u. 733. 1885; Bd. 104, S. 978. 1887; Bd. 118, S. 1139. 1894; Bd. 181, S. 1199. 1925; Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1887, S. 95; Soc. des electriciens Bd. 9, S. 156. 1892.

²⁾ KRATTER, J.: Der Tod durch Elektrizität. Leipzig u. Wien 1896.

³⁾ TATUM: New York med. journ. 1890, S. 51. — OLIVER u. BOLAM: Brit. med. journ. 1898, S. 132.

⁴⁾ PREVOST u. BATTELLI: Journ. de physiol. et de pathol. gen. 1899, S. 399, 427 u. 689; 1900, S. 755; sowie zahlreiche spätere Arbeiten, zum Teil in Gemeinschaft mit ihren Schülern (beste Übersicht in den Travaux du laboratoire de physiol. de l'université de Genève, Bd. 1, 1899 u. folg.; Hauptarbeiten abgeschlossen mit Bd. 6, 1905/6). — Historische Übersicht bei BATTELLI: Die Schädigungen durch Elektrizität im Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. von Boruttau u. Mann, Bd. 1, S. 541. Leipzig 1909.

⁵⁾ BORUTTAU, H.: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med. Bd. 55, S. 1. 1918. — Vgl. auch Literaturübersicht in Jahressk. f. ärztl. Fortbild. 1918, Jg. 9, H. 9, S. 43.

⁶⁾ Vgl. auch BERTHON, GAGNIÈRE, HÉDON u. LISBONNE: Arch. d'électr. méd. 1909, Nr. 256. — RODENWALDT: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med. Bd. 37, S. 35. 1909; Dtsch. med. Wochenschr. 1908, Nr. 46.

⁷⁾ WEISS, G. (mit ZACON u. GUERY): Sur les effets physiologiques des courants électriques, Paris 1912. — Vgl. auch TH. ANDREJEW: Praktisch Wratsch, Bd. 11, S. 123 u. 146. 1912 (zitiert nach Zentralbl. f. d. ges. inn. Med. Bd. 1, S. 649. 1912).

⁸⁾ JELLINEK, St.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124, S. 236. 1908.

⁹⁾ Vgl. neuerdings St. JELLINEK: Der elektrische Unfall. Leipzig u. Wien 1925; Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 181, S. 1197. 1925 und zahlreiche frühere Veröffentlichungen. — Ferner s. den Bericht von NAVILLE u. DE MORSIER auf dem 12. congr. de méd. lég. de langue franc. Lyon 1927 (Presse méd. Jg. 35, S. 975. 1927) und die anschließende Diskussion (Ann. de méd. lég. Jg. 7, S. 481. 1927) sowie den Vortrag von SIMONIN (ebenda S. 491) (sämtlich zit. nach Referaten der Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 11, S. 161 u. 194. 1928).

¹⁰⁾ Vgl. besonders A. STRUBELL: Das Wechselstrombad. Dresden u. Leipzig 1913. Dasselbst ausführliche Literaturübersicht. — GALLI, G.: Boruttau-Manns Handb. Bd. 2, S. 635. — STEFFENS, P.: Über den Einfluß elektrischer Ströme auf den Blutkreislauf des Menschen. Leipzig 1908. — DE VRIES-REILINGH: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 7, S. 75. 1905.

um 4—12 Schläge pro Minute (entsprechend auch die Zahl der Atemzüge) herabgesetzt, doch der *Blutdruck* zeigte ein schwankendes Verhalten. Während nach GALLI Gleichstrom beim Gesunden im hydroelektrischen Vollbade den Blutdruck unter Erweiterung der peripheren Gefäße erniedrigt [ebenso Drehstrom nach Angabe WEILS¹⁾], faradischer und sinusoidaler Wechselstrom ihn meist erhöht, beobachtete STEFFENS im galvanischen bzw. faradischen Teilbad (Durchströmung mittels zweier Armwannen) eine Senkung in 50 bzw. 67% und eine Steigerung in 20 bzw. 11% seiner Fälle. Auch DE VRIES-REILINGH findet im hydroelektrischen Bade sowohl durch galvanischen wie durch faradischen Strom den Blutdruck für die Dauer des Stromdurchgangs herabgesetzt; nach Abschalten steigt er rasch wieder zum Ausgangswert, nur bei langer Durchströmung erfolgt der Anstieg langsam und erreicht zunächst nicht die volle Anfangshöhe.

Wahrscheinlich ist der Erfolg auch in physiologischen Grenzen an Bedingungen geknüpft, die nicht gleichmäßig zu verwirklichen sind. Bei krankhaften Erhöhungen oder Erniedrigungen des Blutdrucks soll nicht selten eine Näherung an die Norm erfolgen. Vorausgesetzt, daß die Begleitumstände nicht wesentlich beteiligt sind, wird man Vasomotorenreflexe anzunehmen haben, die von Gefäßgebieten ausgehen, die örtlich durch den Strom selbst oder durch die mit-erregten Muskelkontraktionen beeinflusst werden oder auch von den äußeren Bedeckungen her — wie bei anderen Hautreizen — ausgelöst sind.

Durch *Plethysmographie* des elektrisierten Armes konnte STEFFENS nachweisen, daß galvanischer Strom bei Schließung und Öffnung eine ziemlich rasche und umfangreiche Volumabnahme erzeugt, die offenbar auf Kompression der Gefäße durch die erregten Muskelkontraktionen beruht; aber auch während der Dauer des Stromes besteht eine mehr oder minder anhaltende Volumverkleinerung, die vermutlich auf eine Steigerung des Gefäßtonus zurückzuführen ist. Das Verhalten der Gefäßfüllung während des Stromflusses ist abhängig von der individuellen Reaktionsfähigkeit, die besonders auf vasomotorischem Gebiet — auch beim anscheinend gesunden Menschen — bekanntlich außerordentliche Unterschiede aufweist — eine ausreichende Erklärung für die Uneinheitlichkeit der Versuchsreihen, die sich auf derartige Erscheinungen beziehen. Die Richtung des galvanischen Stromes im Arm ist ohne Einfluß auf die Blutverteilung, es fehlt also im Gegensatz zu der Annahme ZIKELS²⁾ im lebenden Organismus eine nachweisbare Veränderung der Blutstromgeschwindigkeit durch die kataphorische Flüssigkeitsbewegung.

Noch ausgiebiger pflegt das Armvolum durch Faradisation verkleinert zu werden — wohl infolge der Erregung von rhythmischen Muskelkontraktionen, die sich auch im weiteren Verlauf der Kurve ausprägen, während der sensiblen Hautreizung anscheinend keine wesentliche Bedeutung zufällt. Nachdem aber die funktionale Beziehung des Gefäßnetzes der Oberfläche und der Tiefenorgane im Sinne koordinierter Blutverschiebungen neuerdings bestätigt und erweitert wurde, wird man im allgemeinen die in der Haut angreifende Komponente nicht unterschätzen dürfen (vgl. oben S. 943 sowie den folgenden Absatz). Die Förderung des Blutumlaufes durch die Muskeltätigkeit braucht hier nicht erörtert zu werden³⁾. Bei zweckmäßigem Zusammenspiel der einzelnen Faktoren wird jedenfalls eine regulatorische Erleichterung der Zirkulation eintreten

¹⁾ WEIL, A.: Les bains hydro-électriques. Congr. internat. de physiothér. Rom 1907 (nach GALLI zitiert auf S. 957). — Vgl. dagegen BAEDEKER im Lex. d. physikal. Therapie von A. BUM (zitiert nach STRUBELL auf S. 32ff.).

²⁾ ZICKEL: Lehrbuch der klinischen Osmologie als funktionelle Pathologie und Therapie. Berlin 1902. Gegenteilige Ergebnisse von ONIMUS u. LEGROS am Tier sind wohl durch Elektrolyse vorgetäuscht (Traité d'électr. méd., S. 311. 2. Aufl. Paris 1898).

³⁾ Vgl. z. B. P. STEFFENS: Zitiert auf S. 957.

können, die ein geschwächtes Herz entlastet — es wurde gelegentlich Verkleinerung des erweiterten Organs und Rückkehr des Elektrokardiogramms zum üblichen Typ gesehen —, doch ist bei geeigneter Applikation ein unmittelbarer Einfluß auf den Erregungs- und Kontraktionsablauf des Herzens selbst keineswegs auszuschließen¹⁾.

Es bedarf kaum der Erwähnung, daß auch *lokale percutane Elektrisation* mit schwachen Strömen die Tätigkeit der Herz- und Gefäßnerven direkt und reflektorisch und auf diese Weise sowohl den Blutdruck wie den Blutumlauf aktiv oder passiv in mehr oder weniger ausgedehnten Gefäßprovinzen zu ändern vermag. Ohne auf die zahlreichen Untersuchungen über den Mechanismus der vielfältigen einzelnen Reaktionen einzugehen²⁾, sei nur erwähnt, daß auch am intakten Warmblüter durch Temperaturmessung, z. B. in der Subcutis der Extremitäten, solche Effekte der percutanen Faradisation und Galvanisation (z. B. des Schädels) gefunden wurden [FEINBERG³⁾]; die Schwankungen des Carotidruckes im Tierversuch bei elektrischer Reizung sensibler Hautnerven sind allbekannt. Nachdem LUTHLEN und MOLITOR⁴⁾ festgestellt haben, daß intracutane Injektion isotonischer Kochsalzlösung auch beim tiefnarkotisierten oder decerebrierten Tier die Vaguserregbarkeit erhöht, während diese Reaktion ausbleibt, wenn die nervöse Verbindung der betreffenden Hautstelle mit dem Zentralorgan unterbrochen ist, scheint die Annahme berechtigt, daß auch elektrische Hautreize, unabhängig von jeder Schmerzperzeption, den vegetativen Tonus umstimmen können.

Bei percutaner Galvanisation (25–50 mA) von Kaninchen, Hunden und Tauben mit feuchten Elektroden, die eine Verätzung der Haut nahezu vermeiden ließen, beobachtete ESCHLE⁵⁾ nach ein- oder mehrmaliger Behandlung mehr oder weniger tiefgreifende, entzündliche und degenerative Veränderungen der Cutis, der Muskulatur, des Hoden, des peripheren und zentralen Nervensystems (ebenso bei Galvanofaradisation).

Über die Wirkung stärkerer Ströme berichtet JELLINEK⁶⁾, daß die kurzfristige Anlegung einer Gleichstromspannung von 50–500 Volt bei 18–30jährigen Leuten, die den Umgang mit solchen Strömen gewohnt sind, den Blutdruck unmittelbar für kurze Zeit steigert, besonders wenn er vorher niedrig war und die Pulsfrequenz zuweilen vermehrt; bei Wechselströmen derselben Spannung sinkt der Blutdruck für einige Minuten unter Beschleunigung der Herzaktion (bei den höheren Spannungen handelt es sich wohl nur um einen Stromschluß für den Bruchteil einer Sekunde durch Tupfen mit der Fingerspitze).

Die Angabe der benutzten Spannung hat selbstverständlich nur einen bedingten Wert, da die Widerstandsverhältnisse je nach Größe und Gattung des

¹⁾ Siehe zum Beispiel P. C. FRANZE (Technik, Wirkungen und Indikationen der Hydro-Elektrotherapie bei Anomalien des Kreislaufes. München 1905), der auch eine Übersicht der „sicheren, wahrscheinlichen und möglichen Wirkungen auf den Kreislauf“ gibt. — Ferner GALLI: Zitiert auf S. 957; STRUBELL: Zitiert auf S. 957.

²⁾ Vgl. R. TIGERSTEDT: Physiologie des Kreislaufes, Bd. 4, S. 211 ff. 2. Aufl. Berlin u. Leipzig 1923. — Ferner E. WEBER: Der Einfluß psychischer Vorgänge auf den Körper. Berlin 1910.

³⁾ FEINBERG: Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 7, S. 282. 1884. Dasselbst weitere Einzelheiten (Hyperämie von Leber und Niere bereits oben erwähnt). — Vgl. ferner C. KELLER: Unters. über die Beeinflussung der Hauttemperatur durch äußere Hautreize. Jnaug.-Diss. Würzburg 1888 (zit. nach R. COBET: Ergebn. d. Physiol. Bd. 25, S. 491. 1926).

⁴⁾ LUTHLEN, F. u. H. MOLITOR: Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmacol. Bd. 108, S. 248. 1925 u. Bd. 111, S. 246. 1926.

⁵⁾ ESCHLE: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 138, S. 371. 1894.

⁶⁾ JELLINEK, St.: Elektropathologie, S. 27. Stuttgart 1903. — Über die Möglichkeit von Berufskrankheiten durch Elektrizität vgl. St. JELLINEK: Wien. klin. Wochenschr. 1925, S. 1155.

Objektes und der Art der Stromzufuhr außerordentlichen Schwankungen unterliegen¹⁾. Man kann also aus den in älteren Versuchen vorliegenden Spannungswerten höchstens Rückschlüsse auf die zur Wirkung gekommene Intensität machen, und auch bei bekannter Intensität ist man auf eine Schätzung der *Stromdichte*, je nach dem Querschnitt des Versuchsobjektes, angewiesen. Handelt es sich um etwa gleich dimensionierte Tiere derselben Gattung, so ist eine vergleichende Betrachtung, besonders bei einer Stromzufuhr durch Maul und Rectum, die den wechselnden Hautwiderstand ausschaltet, für verschiedene Spannungen und Stromstärken ohne bedeutenden Fehler zulässig. Übrigens bestehen in dieser Hinsicht bei den neueren Untersuchern keine prinzipiellen Abweichungen. Von hervorragender Bedeutung erweist sich, zumindest im Tierversuch, der *Stromverlauf im Organismus*, mit anderen Worten die Zahl der Stromlinien, die das einzelne Organ durchsetzen.

Diese Sätze lassen sich schon aus den Versuchen von PREVOST und BATTELLI überzeugend ableiten. Da BATTELLI²⁾ selbst eine ausgezeichnete Übersicht des Beobachtungsmaterials und der Folgerungen gegeben hat, sollen hier vorzüglich spätere Untersuchungen, insbesondere die in einem Gutachten von G. WEISS und seinen Mitarbeitern³⁾ niedergelegten, zur Vervollständigung herangezogen werden, in denen nach dem Vorgange RODENWALDTs⁴⁾ die Intensität gemessen wurde.

Leitet man einen *Wechselstrom von etwa 40 Perioden* durch einen *Hund* von der rechten Vorder- zur linken Hinterpfote, schaltet also das Herz gleichsam in den Stromverlauf ein, so bieten sich folgende, von der Stromstärke bestimmte Bilder:

Bei Schließung eines Stromes von etwa *40 Milliampere* (40 Volt) erfolgt eine Kontraktion aller Muskeln, die zu einer stoßartigen Exspiration und zu einem schroffen Blutdruckanstieg führt. Solange der Strom fließt, bleibt der Blutdruck unter Schwankungen erhöht bei regelmäßiger, etwas beschleunigter Herzaktion. Die Atmung ist zunächst mehr oder weniger gehemmt. Nach Stromöffnung setzen vertiefte Respirationen ein, der Blutdruck stürzt bis unter den Ausgangswert. Schließlich kehren Blutdruck und Atmung innerhalb einiger Minuten zur Norm zurück. Bleibt der Strom dauernd geschlossen, so können die tetanischen Krämpfe die Atembewegungen derart beeinträchtigen, daß das Tier, dessen Sauerstoffverbrauch entsprechend der heftigen Muskeltätigkeit gesteigert ist, allmählich (in ungefähr 10 Minuten) bei erhaltener Herzfunktion erstickt. Da die Glottis anscheinend ebenfalls krampfhaft geschlossen wird, steigt durch die Kontraktionen der Atemmuskulatur der Luftdruck in den Bronchien erheblich und kann zu Zerreißen der Alveolen führen [KAWAMURA⁴⁾]. Die gleichzeitige Erschwerung des venösen Zustroms in den Thorax führt vermutlich zur Stauung in der Schädelkapsel und erklärt die von KAWAMURA beobachtete vorübergehende Zunahme des Liquordruckes⁵⁾.

Hat derselbe Strom eine Stärke von ungefähr *100 Milliampere* (etwa 100 Volt), so sind die Erscheinungen anfänglich dieselben, aber nach einigen Sekunden fällt

¹⁾ Z. B. beträgt der Widerstand beim Pferde zwischen Rachen und Rectum ca. 40 Ohm, während der trockene Hornhuf praktisch unendlichen Widerstand besitzt. Vgl. JELLINEK: Elektropathologie, S. 49ff. Stuttgart 1903. Dasselbst auch Angaben über andere Tiere. — S. auch BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. Bd. 1, S. 547.

²⁾ BATTELLI, F.: Boruttau u. Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 541. Leipzig 1909.

³⁾ WEISS, G. (mit ZACON u. GUÉRY): Sur les effets physiol. des courants électriques. Paris 1912.

⁴⁾ KAWAMURA, J.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, S. 168. 1921.

⁵⁾ Über Erwärmung des Liquors und Hirnödeme s. unten. Übersteht das Tier (Kaninchen) den ersten Insult, so zeigt es auf eine in kurzem Abstände folgende zweite Applikation derselben Stärke geringere Erscheinungen (RODENWALDT).

der Blutdruck rapid, die Pulsationen verschwinden infolge ungeordneter Kontraktionen des Herzens, die in *Kammerflimmern* übergehen; die Vorhöfe schlagen rhythmisch. Auch nach Öffnen des Stromes erholt sich das Herz nicht, obschon die vorher sistierende Atmung für einige Zeit wiederkehrt — das Tier stirbt an Herzlähmung.

Je mehr die Intensität verstärkt wird, um so rascher entsteht das verhängnisvolle Herzkammerflimmern (es ist jedoch ein Kontakt von mindestens 1 Sekunde erforderlich. PREVOST und BATTELLI); aber auch das Atemzentrum wird durch die Stromschleifen immer mehr geschädigt. CLUZET und BONNAMOUR¹⁾ haben die Veränderungen des Erregungsablaufes am bloßgelegten Herzen des Hundes und Kaninchens elektrographisch aufgenommen (Maul-Rectum; 0,5 Ampere). Dauert die Durchströmung 1 Sekunde, so beobachtet man Verlangsamung, negative P-Zacke oder Vorhofflimmern, das nach einigen Minuten vorübergeht²⁾; bleibt der Strom 1–2 Minuten geschlossen, so verfallen die Kammern in dauerndes Flimmern, während die Vorhöfe manchmal noch rhythmisch weiterschlagen. Auch ICHIKAWA³⁾ hat durch Registrierung des Elektrokardiogramms unter Leitung von GILDEMEISTER festgestellt, daß Kaninchen und Hunde bei Durchleiten von 50periodigem Wechselstrom hinreichender Stärke stets Kammerflimmern bekamen (unter diesen Umständen war die Abnahme des O₂-Gehaltes des arteriellen Blutes nach dem Tode deutlich geringer als in einem Falle, in dem absichtlich eine primäre Atemlähmung erzeugt war, das Blut also nach Eintritt des Atemstillstandes noch weiterzirkuliert und seinen Sauerstoff an die Gewebe abgegeben hatte).

Oberhalb eines bestimmten Wertes von ungefähr 5–6 Ampere tritt aber auch bei wiederholter kurzer Einwirkung zunächst weder dauernder Herz- noch endgültiger Atemstillstand ein (G. WEISS⁴⁾). Bei Zuleitung eines Wechselstromes von 2400 oder 4800 Volt und 50 Perioden durch Rachen und Mastdarm des Hundes (Widerstand etwa 300 Ohm) oder von 240 Volt zum bloßgelegten Herzen verharren zwar Kammern und Vorhöfe während einer Durchströmung von 5–15 Sekunden in vollständiger Ruhe, beginnen aber früher oder später nach Öffnung rhythmisch zu schlagen. Bei lokaler Applikation läßt sich eine mehrere Minuten anhaltende Vaguslähmung (Erfolglosigkeit der faradischen Reizung der herzhemmenden Fasern) nachweisen (PREVOST und BATTELLI). Wird ein solcher Strom einem durch schwächere Ströme in Flimmern versetzten Hundeherzen für Sekundendauer zugeführt, so steht es während des Stromdurchganges unter Aufhören der fibrillären Zuckungen fast in Diastole still und beginnt nach Öffnen die normale Tätigkeit. Das tödliche Flimmern wird also durch diesen Eingriff unterbrochen und behoben [BATTELLI⁵⁾; vgl. auch JELLINEK, BORUTAU]. Auch am überlebenden, künstlich durchbluteten Warmblüterherzen lassen sich diese Verhältnisse demonstrieren [BATTELLI und MORSIER⁶⁾]. Bei Zuleitung von Wechselstrom steigender Intensität entsteht zunächst Herzflimmern, bei weiterer allmählicher Verstärkung des Stromes Stillstand mit erhöhtem Tonus

¹⁾ CLUZET u. BONNAMOUR: Journ. de radiol. et d'électrol. Bd. 5, S. 529. 1921.

²⁾ Auch KAWAMURA (zitiert auf S. 960) hat beim Tier Vorflimmern beobachtet; beim Menschen ist es ebenfalls beschrieben (JAKSCH-WARTENHORST, R. u. J. RIHL: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 50, S. 110. 1926).

³⁾ ICHIKAWA, N.: Ber. über d. ges. Physiol. Bd. 42, S. 564. 1928.

⁴⁾ Dieser Unterschied der Wirkung stärkerer und schwächerer Ströme ergibt sich auch aus den Versuchen von F. PIETRUSKY (Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 535, bes. S. 539 unten. 1925).

⁵⁾ BATTELLI, F.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. vom 14. März 1903. — Vgl. auch M. DE HALLUIN: Journ. de radiol. et d'électrol. Bd. 4, S. 254. 1920.

⁶⁾ BATTELLI, F. u. G. MORSIER: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 86, S. 522. 1922.

und schließlich eine Contractur des Herzmuskels, nach deren Lösung durch Stromöffnung das Herz wieder rhythmisch zu schlagen anfängt. Anscheinend ist der Mechanismus dem der postundulatorischen Pause beim Vorflimmern gleichzustellen.

Unter *kleinflächigen*, an den Extremitäten liegenden *Elektroden* erzeugen derartige hochgespannte Ströme sofort ausgedehnte *Verkohlung* bis auf die Knochen. Durch diese Verbrennungen wird, wie schon ASPINALL¹⁾ vermutete, BATTELLI zeigte und auch aus den Versuchen von G. WEISS hervorgeht, der *Widerstand* des Körpers rasch beträchtlich *erhöht*; aber die auf diese Weise erzielte Abschwächung des Stromes ist — wie aus obigen Darlegungen folgt — nicht die Ursache für die Erhaltung der Herztätigkeit — im Gegenteil: der hochgespannte Strom kann durch die Widerstandszunahme auf eine flimmern-erregende Intensität herabgesetzt werden [was experimentell durch Zwischenschalten entsprechender Rheostaten erreicht wird. G. WEISS²⁾].

Nach den Untersuchungen von PREVOST und REVERDIN³⁾ an toten Meer-schweinchen und Hunden sowie an menschlichen Leichenteilen sind folgende Möglichkeiten zu unterscheiden, wenn man industriellen Wechselstrom, der auf 500—1000 Volt transformiert ist und einen Draht als differente Elektrode benutzt. 1. Die Spitze des Drahtes berührt die Haut (= *schlechter Kontakt*): rapide Verbrennung durch sofortige Funkenbildung infolge des hohen Widerstandes. Die Haut wird trocken, hart, verkohlt und bietet rasch einen solchen Widerstand, daß der Strom unterbrochen wird⁴⁾. Man hat also starke Verbrennung und geringe Allgemeinwirkung zu erwarten. 2. Der Draht liegt der Haut auf eine längere Strecke fest an (= *guter Kontakt*): zunächst beträchtliche Stromstärke, allmähliches Einsetzen der Verbrennung, die glatt ist und die Form des Leiters abzeichnet (vgl. unten); erst mit Zunahme der Hautveränderungen durch die Hitze wird der Widerstand höher, der Kontakt schlechter, es beginnt Funkenbildung und Rückgang des Stromes. Folglich werden starke Allgemeineffekte bei geringer Verbrennung eintreten. Wenn der Leiter bei der Verbrennung die Haut durchdringt und auf einer Unterhautfettgewebslage ausreichender Dicke ruht, setzt der Strom aus. Der Versuch am lebenden Tier bestätigt das Ergebnis der Messungen: leitet man den Strom zum Maul und zu einer vorher durch Funken verbrannten Hautstelle — derart, daß das Herz in der Strombahn liegt —, so kann man an das Tier 500 Volt ohne die geringste Störung legen, da der Strom das Tier nicht passiert; ist aber die Hautstelle zunächst durch einen guten Kontakt kurze Zeit verbrannt worden, so läßt sie den später angeschlossenen Strom durchtreten, der das Tier durch Herzlähmung tötet, bevor Funkenbildung eingetreten ist.

Variieren der *Periodenzahl* zwischen 11 und 75 pro Sekunde, bedingt nach G. WEISS für den Eintritt des Herzflimmerns keinen Unterschied. Nach PREVOST und BATTELLI besteht aber eine Abhängigkeit, indem zur Herzlähmung des Hundes bei einer Frequenz von 13—20 Perioden mindestens 25 Volt (Maul-Mastdarm) gebraucht werden, bei 30—150 Perioden 15—25 Volt; bei weiterer Zunahme der Periodenzahl wächst die benötigte Spannung annähernd geradlinig und beträgt für 1700 Perioden etwa 400 Volt. Dieser ansteigende, selbstverständlich nur approximativ festgelegte Kurvenast ist offenbar als Analogon

¹⁾ ASPINALL: Lancet vom 8. März 1902.

²⁾ WEISS, G.: Zitiert auf S. 960.

³⁾ PREVOST, J. L. u. J. REVERDIN: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 73, S. 544. 1912. — REVERDIN, J.: Journ. de physiol. et de pathol. gén. Bd. 15, S. 861. 1913; auch als Thèse de Genève 1913 (daselbst historischer Überblick mit Literatur).

⁴⁾ Nach RODENWALDT (zit. auf S. 957) tritt eine Widerstandserhöhung oder gar Stromunterbrechung nur ein, wenn infolge der Verbrennung eine dauernde Gasbildung stattfindet.

der im NERNSTschen Quadratwurzelgesetz formulierten Erfahrungen zu deuten. BATTELLI bemerkt, daß, ähnlich wie für die Nervenreizung, eine optimale, bei 150 Perioden gelegene Frequenz für die Schädigung des Herzens besteht. Gleichstrom wirkt auf das Herz wie Wechselstrom, muß aber etwa die vierfache Intensität eines Wechselstromes von 40–50 Perioden besitzen, um Flimmern hervorzubringen (G. WEISS).

Auch die übrigen bisher untersuchten Warmblüter scheinen in derselben Weise mit Kammerflimmern auf elektrische Durchströmung des Herzens zu reagieren. Der Ausgang ist aber insofern verschieden, als das Flimmern, besonders beim Hunde, aber auch beim Affen, bei den großen Haustieren, der Katze und den Vögeln, ohne rettenden Eingriff gewöhnlich, häufig auch beim erwachsenen Meerschweinchen, andauert und zum Tode führt, während es bei der Ratte, dem jungen Meerschweinchen und oft auch beim Kaninchen nach dem Öffnen des Stromes aufhört. Die Angaben über die Persistenz des Flimmerns sind allerdings nicht sämtlich übereinstimmend¹⁾; wahrscheinlich ist nicht nur das Alter mancher Versuchstiere, sondern auch die Art und Dauer der angewandten Reizung maßgebend. Das Froschherz kann nur unter besonderen Umständen, in einem durch Erwärmen oder Entbluten erzeugten hypodynamen Zustande, zum vorübergehenden Flimmern gebracht werden²⁾. Ähnliches ist für das Herz der Kröten, Schildkröten und Nattern zu vermuten. Das Herz der elektrischen Fische übersteht ebenfalls die Einwirkung erheblicher Ströme³⁾. Das menschliche Herz schließt sich wahrscheinlich dem Verhalten des Herzens der höheren Tiere an, das im allgemeinen zum Dauerflimmern neigen dürfte (BATTELLI, vgl. unten). Jedenfalls ist die Widerstandsfähigkeit, die in einigen Fällen das unter der Haut vorliegende menschliche Herz gegen den üblichen, intensitätsschwachen faradischen Strom aufwies [v. ZIEMSEN u. a.⁴⁾], kein Beweis gegen seine Flimmerbereitschaft bei Strömen ausreichender Intensität, zumal da v. ZIEMSEN wesentliche Veränderungen der Herzstätigkeit bei kräftigem Galvanisieren des nur von Haut bedeckten Menschenherzens bemerkte. In diesem Sinne spricht ebenfalls, daß auch bei stärkstem Faradisieren des Menschen sich anscheinend niemals Unglücksfälle ereignet haben, während bekanntlich bei Behandlung mit sinusoidalem Wechselstrom mehrfach tödliche Schädigungen vorgekommen sind.

GILDEMEISTER und DIEGLER⁵⁾ haben an Leichen von Hunden, Kaninchen und Meerschweinchen ermittelt, welcher Anteil eines durch eine Vorder- und eine Hinterextremität zugeleiteten Wechselstroms von 50 Perioden in der Sekunde auf das Herz entfällt. Der Wert beträgt etwa $\frac{1}{30}$, d. h. wenn in dieser, den Versuchen von WEISS entsprechenden Anordnung ein tödlicher Strom von 100 Milliampere durch das Tier fließt, kommen auf das Herz rund 3 Milliampere, also eine Stromstärke, von der man eine schwere Schädigung der empfindlichen Regulationsapparate erwarten muß. Auffallend ist, daß BORUTTAU⁶⁾ beim isolierten Katzen- und Hundeherzen 30 und mehr Milliampere benötigte, um Kammerflimmern hervorzurufen. Vielleicht liegt der Grund nur in den experimentellen Umständen, die verhinderten, daß der Strom in allen fraglichen Teilen schon bei geringer Intensität die erforderliche Dichte erreichte.

Wird der Strom durch das *Gehirn* geleitet, indem die Elektroden auf dem Schädeldach und unter dem Kinn oder im Maul und am Nacken befestigt werden, so tritt bei Strömen von 100–400 Milliampere Wechselstrom im Gegensatz zur Längsleitung durch den Körper beim Hunde niemals Herzflimmern ein,

¹⁾ Vgl. R. TIGERSTEDT: Die Physiologie des Kreislaufes, S. 60ff. Bd. 2 (daselbst Literatur). Berlin u. Leipzig 1921. — WINTERBERG, H.: Dies. Handb. Bd. VII, 1. Hälfte, S. 666.

²⁾ Nach KAWAMURA (Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, S. 169. 1921) wird das Froschherz durch technischen Wechselstrom von 105 Volt (Elektroden Rachen-Rectum) zum Stillstand gebracht, beginnt aber nach einiger Zeit spontan seine koordinierte Periodik.

³⁾ Vgl. H. ROSENBERG: Elektrische Organe. Dies. Handb. Bd. VIII, 2. Hälfte, S. 914.

⁴⁾ v. ZIEMSEN: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 30, S. 292. 1882. Weitere Literatur bei R. TIGERSTEDT (zitiert unter 1) S. 64. SCHILF (Erg.-Bd. zu Boruttau-Manns Handb.) meint, daß die faradischen Ströme wegen ihrer heftigen sensiblen Reizwirkung beim Menschen nicht über ein gewisses Maß gesteigert werden können (vgl. unten S. 985).

⁵⁾ GILDEMEISTER, M. u. R. DIEGLER: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 28, S. 144. 1922.

⁶⁾ BORUTTAU: Zeitschr. f. exp. Pathol. u. Ther. Bd. 20, S. 44. 1919.

selbst wenn der Strom 1 Minute und länger fließt. Die Atmung steht während der Durchströmung still, kommt danach aber mehr oder weniger schnell wieder in Gang. Infolge zentraler Vagusreizung wird die Herztätigkeit besonders anfangs stark verlangsamt, der Blutdruck sinkt zunächst steil ab, steigt dann aber unter Zunahme der Frequenz nicht selten bis über das Ausgangsniveau; gewöhnlich überdauern die Folgeerscheinungen die Stromöffnung (G. WEISS).

Das Anwachsen von *Blutdruck* und *Schlagzahl* beruht, wie die genauere Analyse von BIKELES und ZBYSEWSKI¹⁾ an Hunden und Kaninchen zeigte, nicht auf einer peripheren Erschöpfung der vagalen Apparate, sondern auf dem Nachlassen der zentralen Vaguserregung, gegen die sich die Erregung der vasomotorischen Kerne durchsetzt. Zuweilen schließen sich erneut typische Vaguspulse an, denen eine hochgradige Beschleunigung der Herzaktion folgen kann, die wohl auf einer zentralen Vaguslähmung beruht. Sind die Vagi durchschnitten (selten auch bei intakten Nerven), so erfolgt im Beginn der Reizung durch Erregung des Vasomotorenzentrums eine Blutdrucksteigerung, die im weiteren Verlauf der Reizung und gegen oder nach Ende der Durchströmung (die meist 15–60 Sekunden dauerte) von einer mehr oder weniger tiefen Senkung abgelöst wird, die spätestens eine halbe Minute nach Öffnung des Stromes das Minimum erreicht. Je nach der Intensität der Reizung stellt sich entweder der normale Blutdruck wieder her, oder infolge Erschöpfung des Vasomotorenzentrums in der Oblongata kommt es zu einem längere Zeit währenden Tiefstand des Blutdrucks, der anscheinend nur noch durch den Tonus der vasomotorischen Rückenmarkszentren auf einer gewissen niederen Höhe erhalten wird. Zur Erregung der Zentren der Herz- und Gefäßnerven werden gewöhnlich 50 bis 75 Milliampere benötigt (nur ausnahmsweise wesentlich weniger. Elektroden: Gaumen—Nacken).

Dagegen erfolgt schon bei sehr geringer Stromstärke (unter 1 Milliampere) eine initiale *Atmungshemmung* (in der Mitte zwischen In- und Exspirium oder nahe der Kuppe des Exspiriums), die bereits bei 2–5 Milliampere während der ganzen Durchströmung anhalten kann. Bei Gleichstrom sind erheblich höhere Intensitäten zur Atmungshemmung erforderlich: der Stillstand erfolgt im allgemeinen in derselben Respirationsphase wie bei Wechselstrom, doch sind die Erscheinungen regelloser (zuweilen anfänglich Beschleunigung oder nur Verlangsamung, nach Öffnen allmählich einsetzende Atemlähmung usw.). Bei genügender Steigerung der Intensität und hinreichender Dauer oder Wiederholung der Durchströmung ist der Atemstillstand endgültig, das Herz geht durch Asphyxie zugrunde (G. WEISS; PREVOST und BATTELLI).

Die Wirkung des Stroms beschränkt sich nicht auf die genannten Zentren des verlängerten Markes, sondern ergreift, mehr oder weniger merklich, auch andere Hirnteile. Bei geringerer Stromdichte dominieren im allgemeinen Erregungserscheinungen, bei größerer Stromdichte überwiegen Hemmungsvorgänge (BATTELLI). Da aber anscheinend nicht alle Systeme dieselbe Empfindlichkeit besitzen, wie schon die obigen Ausführungen ersehen lassen, oder vielleicht die Dichte des Stroms nicht in allen Hirnteilen übereinstimmt, so ist das Gesamtbild nicht durchaus einheitlich.

Die schon von früheren Autoren beobachtete *krampferzeugende* Wirkung des elektrischen Stroms präsentiert sich ohne störende Einmischung des Herzflimmerns bei der Elektrodenanlegung im Maul und am Nacken. Auf diese Weise konnte BATTELLI²⁾ mit einem Wechselstrom von 120–240 Volt beim

¹⁾ BIKELES, G. u. L. ZBYSEWSKI: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 182, S. 157. 1920.

²⁾ BATTELLI, F.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. vom 4. Juli 1903.

Hund und Affen Krampfanfälle erzielen, die er dem epileptischen Insult des Menschen verglich und in 3 Perioden einteilte: in der ersten Phase geraten alle Muskeln für 7—15 Sekunden in tonische Krämpfe; die zweite, etwa 20—30 Sekunden dauernde Phase ist mit heftigen Konvulsionen ausgefüllt; die dritte Phase bietet bei kurzer Durchströmung (1—3 Sekunden) eine starke, im Laufe einer halben Stunde abklingende Aufregung (Herumtoben des Tieres), bei längerem Stromschluß bleibt das Tier bewußtlos liegen, erholt sich aber allmählich und kann sich nach ungefähr 20 Minuten erheben. Die Atmung sistiert während der Krampfstadien und kehrt in der dritten Phase zurück. Während des Krampfes wird Harn und Kot entleert, aus dem Maule quillt blutiger Schaum. Auch die Erweiterung und Reaktionslosigkeit der Pupillen fehlt nicht. Selbst häufige Wiederholung der Gehirndurchströmung (monatelang täglich) führt bei gesunden Tieren nicht zu spontanen Krampfanfällen. Auch bei spontan epileptischen Hunden wird die Krampfneigung durch eine Stromanwendung nicht erhöht, dagegen wird bei epileptisch gemachten Meerschweinchen der Ausbruch weiterer spontaner Anfälle gefördert [BATTELLI¹⁾].

Übrigens bestehen nach BIKELES²⁾ Unterschiede zwischen den Anfällen des epileptischen Menschen und des elektrisierten Tieres; beim Tier allmähliche Entwicklung, beim Menschen momentaner Ausbruch des tonischen Krampfes, dem beim Menschen die klonischen Zuckungen unmittelbar folgen, während beim Tier der tonische Zustand bei Fortdauer der Reizung langsam aufhört und erst nach einer Pause — manchmal erst nach beendeter Durchströmung — in das klonische Stadium übergeht.

Ein vorübergehender Extensionstonus stellt sich nach BIKELES und ZBY-SZEWSKI schon bei schwacher Oblongatareizung ein (wenige Milliampere des üblichen Wechselstroms). JELLINEK³⁾ beobachtete bei jungen Katzen, wenn er einen Wechselstrom von 30—50 Volt für einen Bruchteil einer Sekunde an die Bindehaut beider Augen legte, ein Zusammenbrechen, an das sich nach einigen Sekunden eine epileptiforme Attacke anschließt. Bei Gleichstrom derselben Spannung sinken die Tiere zwar auch zusammen, erholen sich aber sehr bald, nur ausnahmsweise bekommen sie einen Krampfanfall, während zerhackter Gleichstrom (55 Unterbrechungen pro Sekunde) wie Wechselstrom wirkt (vgl. unten). Bei derselben Zuleitung fand SCHILF⁴⁾ den Widerstand bei täglicher Messung sehr konstant und konnte bei Anwendung von Schwellenreizen feststellen, daß jedes Tier, je nach Gattung, Größe und Rasse (Meerschweinchen, Kaninchen, Hunde) regelmäßig eine *bestimmte Energiemenge* brauchte, um einen Anfall zu bekommen. Es tritt weder eine Gewöhnung an den Reiz, noch ein Absinken der Reizschwelle ein. Auch nachteilige Folgen wurden nicht beobachtet. Im allgemeinen genügt beim Hund ein Strom von 20—40 Volt Spannung und 0,5 Sekunden Dauer (Widerstand ca. 200 Ohm). Die Anfälle beginnen bei dieser Art der Reizung in typischer Weise nach einer Latenz von 2—5 Sekunden mit Schnauzkrämpfen,

¹⁾ BATTELLI, F.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. vom 10. Dez. 1904.

²⁾ BIKELES, G.: Neurol. Zentralbl. 1916, Nr. 8.

³⁾ JELLINEK, ST.: Med. Klin 1920, S. 1128. JELLINEK erinnert daran, daß diese unterschiedliche Wirksamkeit der Stromarten schon von FRITSCH und HITZIG (siehe E. HITZIG: Physiologische und klinische Untersuchungen über das Gehirn, S. 22. Berlin 1904) in ihrer grundlegenden Arbeit vom Jahre 1870 festgestellt wurde: Faradisieren der Hirnrinde des Hundes führt zu lokalen klonischen Krampfbewegungen, die sich auch nach beendeter elektrischer Reizung mehrfach wiederholen und in epileptischen Anfällen enden können, während Kettenstrom nur ausnahmsweise bei mehrfachen Schließungen und Öffnungen tetanische Zuckungen der abhängigen Muskulatur hervorruft. Sie zitieren auch die Beobachtung von E. WEBER (R. Wagners Handwörterb. d. Physiol. Bd. 3, Abt. 2, S. 15), daß nach Öffnung eines das Froschrückenmark tetanisierenden Stromes Nachbewegungen in allen Körpermuskeln eintreten.

⁴⁾ SCHILF, E.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 28, S. 127. 1922.

die bei schwachen Strömen isoliert blieben, bei genügender Intensität aber den tonischen Streckkrampf der gesamten Muskulatur einleiten, an den sich der geschilderte Verlauf anschließt. Offenbar erhalten die am Schnauzkrampf beteiligten, im Gehirn am weitesten nach unten lokalisierten Zentren den größten Stromanteil; doch bestand zwischen zwei unter den Scheitelbeinen gelegenen Stellen der Rinde immerhin eine Potentialdifferenz von über 2 Volt. Eine Vagusreizung zeigte sich bei diesen Versuchen nicht, auch wurde der Anfall durch vorherige Durchschneidung der Vagi nicht verhindert, kann also keine Folge eines Herzstillstandes sein. Neugeborene Hunde und Katzen zeigen nach SAMAJA¹⁾ bei Durchleitung eines Wechselstroms durch den Kopf nur tonische Krämpfe, da die *Hirnrinde*, die bei diesen Tierarten die ausschließliche Ursprungsstelle klonischer Krämpfe ist, noch keine Erregbarkeit aufweist. Bei Kaninchen und Meerschweinchen gehen auch klonische Krämpfe von *Mittelhirn* und *verlängertem Mark* aus. So folgt auf kurzdauernden Schluß von 120 Volt Wechselstrom, am Bulbus appliziert (indifferente Elektrode im Maul), beim Meerschweinchen ein Krampfanfall [STERN und BATTELLI²⁾].

Bei sehr hohen Intensitäten bzw. Spannungen (2400—4800 Volt Maul — Rectum für kaum eine Sekunde beim Kaninchen, für reichlich eine Sekunde beim Hund) fehlen die Krämpfe vollkommen, die *Motilität* und *Sensibilität* ist geschwunden, die Reflexerregbarkeit aufgehoben, die *Respiration* steht still und ist auch durch künstliche Atmung wenigstens beim Kaninchen nicht immer in Gang zu bringen. Dies gilt besonders für kleine Säuger (Ratte, Meerschwein), bei denen schon geringere Spannungen genügen. Bei Wiederbelebung verlieren sich alle Folgen der Durchströmung, soweit sie nicht zu Verletzungen (Verbrennungen usw.) geführt hat, im Laufe von Stunden. Doch können kleine Tiere noch nach Tagen allgemeinen Störungen und Komplikationen erliegen [PREVOST und BATTELLI³⁾].

Appliziert man Fröschen oder Kröten 120 Volt für 0,04 Sekunden auf den *Bulbus medullae*, so hört die Atmung 3—6 Minuten lang auf, die vorderen Gliedmaßen sind für dieselbe Zeit, die hinteren für 1—2 Minuten gelähmt, und erst nach 10—15 Minuten nimmt das Tier seine gewöhnliche Hockstellung wieder ein [STERN und BATTELLI⁴⁾].

Durchströmung des *Rückenmarks* mit Wechselströmen in ganzer Länge oder in einzelnen Abschnitten veranlaßt bei Säugetieren keine Konvulsionen, sondern nur tonische Krämpfe (SAMAJA). Werden die Elektroden am oberen Lumbalteil und am unteren Sakralteil der Wirbelsäule aufgesetzt und die Ströme für 30—40 Sekunden hindurchgeschickt, so schwinden nach BIKELES und ZBYSZEWSKI⁵⁾ bei Kaninchen und Hund auf etwa 15 Milliampere die *Hautreflexe*, die ihr Zentrum im Lumbosakralteil des Rückenmarks haben (Verkürzungsreflex bei Stich und Druck an der Planta pedis, Schweifkrümmungsreflex bei Kneifen des Schwanzendes, Analreflex). Nach Öffnen des Stroms bleiben diese Reflexe noch einige Zeit mehr oder weniger gehemmt (besonders der Verkürzungsreflex, der gelegentlich später gesteigert ist). Bei ca. 20 Milli-

¹⁾ SAMAJA: Rev. méd. de la Suisse romande 1904 (zitiert nach BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 551).

²⁾ STERN, L. u. F. BATTELLI: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 432. 1922.

³⁾ Weitere Einzelheiten s. außer bei SAMAJA bei G. MIONI: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. vom 17. Febr. 1906. — BATTELLI, F. u. M. TOVSTEIN: Ebenda vom 15. Dez. 1906 (auch M. TOVSTEIN, Inaug.-Dissert. Genf 1906).

⁴⁾ STERN, L. u. F. BATTELLI: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 432. 1922.

⁵⁾ BIKELES, G. u. L. ZBYSZEWSKI: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 182, S. 173. 1920.

ampere versagt der Nasenreflex (Kopfwendung bei Berühren der Nasenschleimhaut), bei 65—75 Milliampere der Cornealreflex; beide kehren erst im Laufe einer halben Minute zurück. Das Kaninchen zeigt schon bei 20—25 Milliampere eine leichte Streckung des Kopfes, die bei starken Strömen in maximalen Opisthotonus übergeht, begleitet von einem Extensionstonus der Vorderläufe. Diese Erscheinungen läßt der Hund vermissen — vermutlich erfüllen die Stromschleifen bei der geschilderten Elektrodenlage sein ausgedehnteres Rückenmark nicht in wirksamer Dichte. Ob die bei starken Strömen auftretenden klonischen Zuckungen der Vorderpfoten auf einer „Reizübertragung“ auf die Hirnrinde beruhen, wie BIKELES und ZBYSZEWSKI annehmen, oder ob nicht tiefere klonische Zentren (besonders beim Kaninchen) durch Stromschleifen mitgereizt werden (wie die Aufhebung des Cornealreflexes vermuten läßt), bleibe dahingestellt. Mit konstanten Strömen gleicher Intensität sind auch beim Kaninchen nur Reflexstörungen im unmittelbar durchflossenen Gebiet zu erhalten. Stärkste Ströme führen zu vorübergehenden Lähmungen.

Bei derselben Anordnung (Durchströmung des Lumbosakralteils) zeigen Kaninchen und Hund trotz starken Wechselströmen (50—70 Milliampere) keinen Herzstillstand, vielmehr sofortige Blutdrucksteigerung, nach Aufhören der Durchströmung mehr oder weniger tiefe, gelegentlich von Vaguspulsen begleitete Blutdrucksenkung — anscheinend manifestiert sich die schwächere Erregung des Vaguszentrons erst, wenn die Erregung der stärker gereizten medullären Vasomotorenzentren nachläßt oder gar in Lähmung umschlägt. Die Atmung ist zu Beginn des Stromschlusses gelegentlich verstärkt oder verlangsamt, bei starken Strömen später teilweise oder ganz gehemmt — doch ist der Effekt unregelmäßig. Da Ischiadicusreizung mit den intensivsten Strömen keinen Atemstillstand ergab, muß man wohl auch diesen Erfolg der Lumbalmarkreizung auf Stromschleifen schieben (BIKELES und ZBYSZEWSKI).

Der Frosch beantwortet die Leitung von Wechselströmen durch das Rückenmark mit klonischen Krämpfen (SAMAJA). Die Anwendung eines Wechselstroms von 120 Volt für 0,04 Sekunden auf das Lumbalmark bewirkt eine 3 Minuten anhaltende, sensible und motorische Lähmung der hinteren Extremitäten, bei 240 Volt beginnt die Wiederherstellung erst nach 8—10 Minuten [STERN und BATTELLI¹⁾].

Auch der *periphere Nerv* (von Frosch und Meerschwein) wird durch eine solche kurze starke Stromwirkung seiner Erregbarkeit beraubt; ist der Nerv vom Zentralorgan abgetrennt, so gewinnt er die Erregbarkeit nicht wieder, befindet er sich undurchschnitten im lebenden Tier, so wird sie in einigen Stunden hergestellt (STERN und BATTELLI). Ähnlich verhält sich der isolierte oder in situ freigelegte Froschmuskel. Bei Zuleitung von 120 Volt Wechselstrom mit Metallelektroden für $\frac{1}{30}$ Sekunde zeigt der Gastrocnemius eine zunächst rasch, dann langsam (insgesamt in 3 Sekunden) zum Maximum ansteigende Contractur, die mehrere Sekunden auf der Höhe bleibt, um danach sehr allmählich abzusinken (sie ist noch nach einer Stunde in beträchtlichem Maße vorhanden). Der durchblutete Muskel kann die verlorene Erregbarkeit langsam zurückgewinnen, der abgetrennte nicht. Bei 30 Volt erfolgt noch eine maximale Contractur, aber die Erregbarkeit ist schon nach einigen Minuten wiederhergestellt, bei 15 Volt ist die Verkürzung submaximal und kurzdauernd, die Erregbarkeitsschädigung gering [F. BATTELLI und L. STERN²⁾].

¹⁾ STERN, L. u. F. BATTELLI: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 432. 1922.

²⁾ BATTELLI, F. u. L. STERN: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 86, S. 920. 1922.

Tiefe *Narkose* mit Äther, Chloroform, Chloral usw. verhindert bei Hund, Kaninchen und Meerschwein, daß der Durchströmung des Gehirns Krampfanfälle folgen [GONIN; MIONI¹]; STERN und BATTELLI]. Einmalige Gabe von Morphin und Bromsalzen ist ohne Einfluß auf die Krampfschwelle; durch Bromanreicherung im Organismus wird sie erhöht [SCHILF²]. Die zentralen Wirkungen auf Blutdruck und Atmung bleiben auch in Narkose bestehen [G. WEISS³] — ein gewisser Schutz gegen die Atemlähmung ist von JELLINEK sowie von STERN und BATTELLI beobachtet worden. Dagegen wird die Neigung zum Kammerflimmern durch die Narkose nicht vermindert — vielmehr scheint die Widerstandsfähigkeit der zum Dauerflimmern disponierten Tiere (Hund, Pferd, möglicherweise aber auch beim Kaninchen) herabgesetzt zu werden [JELLINEK⁴, BATTELLI⁵].

Unterläßt man es, die Stromwirkung möglichst auf bestimmte Gebiete zu beschränken, und setzt *Herz und Zentralnervensystem gleichzeitig* der Durchströmung aus, indem man den Strom durch Maul und Mastdarm zuleitet, so findet in gewissem Ausmaß eine Kombination der Effekte statt. Während, wie erwähnt, das Herzflimmern an sich unabhängig von zentralnervösen Einflüssen auftritt und endet [obschon es bekanntlich durch nervöse Erregungen begünstigt werden kann⁶], wird die stockende Blutversorgung die sauerstoffbedürftigen Zentren rasch erlahmen lassen oder ihre Erholung kupieren. Die Atemlähmung bei bestimmten Stromstärken erklärt sich auf diese Weise. Die Hirnrinde ist zwar noch 1 bis höchstens 2 Minuten nach Aufhören der Zirkulation faradisch erregbar, aber doch in ihrer Funktionstüchtigkeit derart geschädigt, daß an Stelle des bei isolierter Hirndurchströmung erfolgenden konvulsivischen Anfalls nur schwache oder gar keine klonischen Zuckungen produziert werden. (Die tonischen Krämpfe sind nicht geschwächt.) Umgekehrt zieht selbstverständlich endgültiger Atemstillstand eine Erstickung des Herzens nach sich.

In übersichtlicher Weise sind diese Verhältnisse in der nachstehenden Tabelle von BATTELLI zusammengestellt, die mit geringen Änderungen wiedergegeben ist. Sie betrifft die Wirkung von Wechselströmen mit 50 Perioden pro Sekunde auf den Hund (Elektroden in Rachen und Mastdarm, Widerstand ungefähr 300 Ohm, Stromschlußdauer 1–2 Sekunden).

Volt	Herz	Atmung	Krämpfe	Resultat
20–120	} flimmert	erhalten	heftig	} Tod durch Herzstillstand
240–600		Stillstand	weniger heftig	
1200	} schlägt (evtl. nach diastol. Stillstand)	erhalten	stark	überlebt
2400		{ erhalten oder Stillstand	} fehlen	überlebt oder stirbt durch Atemstillstand
4800		Stillstand		Tod durch Atemstillstand

Aus all diesen Befunden, die durch die Untersuchungen JELLINEKS⁷) am Hund für Gleichstrom vollkommen bestätigt werden, erhellt die gegenwärtig kaum mehr bestreitbare Tatsache, daß *Ströme einer bestimmten mittleren Intensität*, die bei Gleichstrom etwa viermal so groß ist wie bei Wechselstrom von etwa

¹) GONIN, MIONI: Zitiert nach BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 557.

²) SCHILF, E.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 28, S. 127. 1922.

³) WEISS, G.: Sur les effets des courants électriques. Paris 1912.

⁴) JELLINEK, St.: Elektropathologie. Stuttgart 1903.

⁵) BATTELLI, F.: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 557.

⁶) Vgl. ROTHBERGER u. WINTERBERG: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 141, S. 343. 1911. — S. auch HERING: Der Sekundenherztod. Berlin 1917.

⁷) JELLINEK, S.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 124, S. 271. 1908.

50 Perioden, *beim Fließen durch das Herz* bei allen untersuchten Warmblütern *Kammerflimmern* erzeugen. Tiere, bei denen das Flimmern nicht aufhört oder künstlich unterbrochen wird, erliegen also einem Herztod und können durch künstliche Atmung nicht gerettet werden¹⁾. Ströme *oberhalb einer gewissen Intensität* versetzen das Herz — zuweilen nach anfänglicher Erregung — in Stillstand, der nach Stromöffnung von normaler Rhythmik abgelöst wird. In diesem Falle droht die Gefahr eines tödlichen *Atemstillstandes*, die aber durch rechtzeitig einsetzende künstliche Respiration, die nötigenfalls stundenlang unterhalten werden muß, häufig zu beheben ist. Dasselbe gilt, wenn eine nervöse Hemmung infolge unmittelbarer Durchströmung der Zentren vorliegt, ohne daß wirksame Stromfäden das Herz getroffen haben.

Die Wichtigkeit der *Stromdichte im einzelnen Organ*, insbesondere im Herzen, ergibt sich aus der Tatsache, daß bei Anbringung der Elektroden zu beiden Seiten des Thorax am Hunde schon bei ziemlich schwachen Strömen der Tod durch Kammerflimmern ohne primäre Atemlähmung eintritt, während bei Leitung selbst starker Ströme, z. B. durch beide Hinterbeine, sowohl Nervenzentren wie Herztätigkeit nicht geschädigt werden [BATTELLI, WEISS, BORUTTAU²⁾]. Da die auf den Querschnitt bezogene Stromstärke den physikalischen Wirkungsfaktor bezeichnet (wenn man von Fließdauer und Art des Stromes absieht), so gelten selbstverständlich die obigen Daten über wirksame Spannungen und Intensitäten zunächst nur für die betreffende Applikationsform und Tiergröße. Daß *Reaktionsverschiedenheiten* nach Art, Rasse und Individualität bestehen können, braucht nach den früheren Ausführungen über die differente Flimmerneigung kaum betont zu werden. Solche tatsächlichen Abweichungen sind aber nicht zu ermitteln, wenn man sich lediglich auf die Benutzungen weniger Spannungsstufen beschränkt, ohne die im Einzelfalle notwendigen Grenzwerte aufzusuchen und die zugehörige einwirkende Intensität zu messen, wie es neuerdings noch KAWAMURA³⁾ getan hat. Eine vergleichende Betrachtung über die primäre Todesursache wird daher durch seine Versuche nicht ermöglicht.

Auch wenn der Strom lebenswichtige Einrichtungen nicht unmittelbar trifft, können auf dem *Reflexwege* — vielleicht besonders von den großen vege-

¹⁾ Der Herztod erfolgt auch am vollständig unversehrten Tier und hängt nicht, wie JELLINEK im Gegensatz zu seinen eigenen früheren Befunden neuerdings anzunehmen scheint (Der elektrische Unfall. Leipzig u. Wien 1915) von irgendwelchen vorbereitenden Eingriffen ab, was auch aus den Versuchen seines Schülers KAWAMURA (Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, S. 168. 1921) hervorgeht. KAWAMURA bestätigt ferner die überlegene Schädlichkeit des Wechselstromes, auch erhellt aus seinen Protokollen (s. S. 189 daselbst) — entgegen seiner Folgerung — die Bedeutung der Elektrodenlage, d. h. des Stromweges — mit anderen Worten: der Stromdichte, welcher das Herz ausgesetzt wird.

²⁾ BORUTTAU: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med., 3. Folge, Bd. 55, S. 1. 1918 (vgl. Abb. 7, S. 38). — BATTELLI, WEISS: Zitiert auf S. 957. — Hat der Strom ausreichende Dichte, wie in den Versuchen JELLINEKS an Mäusen (300 Volt. Elektropathologie 1903, S. 62), so werden auch von beiden Hinterpfoten wirksame Stromschleifen zum Herzen oder gar ins Gehirn gelangen. Auch bei dem tödlichen Pferdeversuch (Zuleitung eines Gleichstrompoles von 220 Volt zum linken Vorderfuß, Erdung des anderen Poles), den JELLINEK gegen die obige Auffassung vorbringt (Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med., 3. Folge, Bd. 56, S. 225. 1918), haben nach den Gesetzen der Stromverteilung wahrscheinlich erhebliche Anteile des Stromes das Herz durchsetzt. Denn der Gesamt Widerstand der gleichsam parallel geschalteten drei anderen Hufe beträgt nur $\frac{1}{3}$ des Widerstandes des linken Vorderhufes (Widerstand der inneren Gewebe gegen diese Widerstände zu vernachlässigen. Vgl. die Messungen JELLINEKS in seiner Elektropathologie S. 52ff.). Bei richtiger Auslegung bestätigen also diese Beobachtungen JELLINEKS die von ihm bekämpfte Anschauung. Auch betont er selbst, daß beim Pferde „die Erlahmung des Herzens dem Respirationsstillstande“ vorangeht (ebenda S. 80).

³⁾ KAWAMURA, J.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, S. 169. 1921.

tativen Geflechten und Nerven ausgehend [GILDEMEISTER¹⁾] — Schädigungen der Atmung, des Kreislaufs, des Bewußtseins einsetzen [D'ARSONVAL²⁾]; im Tierversuch tritt aber dieser Vorgang, entgegen der Auffassung D'ARSONVALS, in den Hintergrund, desgleichen der reine Schreckshock, da alle tödlichen Störungen auch beim narkotisierten Tier mit Regelmäßigkeit hervorzurufen sind (G. WEISS). Immerhin ist das Eingreifen reflektorischer Erregungen auch beim Tier zu berücksichtigen, da es ZALKINSON³⁾ gelang, Kaninchen durch Cocainisieren der Schleimhaut an den Stromeintrittsstellen (Maul und Mastdarm) vor einem sonst tödlichen Sinusstrom zu schützen.

Der *Sektionsbefund*⁴⁾ durch Strom getöteter Tiere zeigt gewöhnlich das Bild der Erstickung. Das Blut ist dunkel und flüssig⁵⁾. Die Lungen, das rechte Herz, das Gehirn und seine Häute sind blutüberfüllt. Die Stauungen sind zum Teil vermutlich auf die Krämpfe zurückzuführen; möglicherweise sind auch die Hämorrhagien, die sich in verschiedenen Organen finden, zum Teil als Stauungsblutungen aufzufassen. Doch fand KAWAMURA⁶⁾ auch bei augenblicklichem Stromtode des Versuchstieres (Maus) Verletzungen der Gefäßwand in der Lunge, die vielleicht den Zerreißen des Myokards und des Leberparenchyms entsprechen, die er am Meerschweinchen beobachtete (das allerdings erst nach mehrmaliger Stromapplikation verendet war und ein durch die Steigerung des Luftdrucks im Bronchialbaum bedingtes Kungenemphysem aufwies). Durch Drehstromapplikation auf die Extremitäten von Kaninchen werden die Arterien thrombosiert und besonders in ihren elastischen Elementen geschädigt; Muskeln und Nerven zeigen Blutungen und Faserrisse⁷⁾. PIETRUSKY⁸⁾ beobachtete ebenfalls außer Blutungen Zerreißen in der Herzmuskulatur (einmal auch bei einem mit Hochspannung behandelten, überlebenden Meerschweinchen!), ferner mehrmals eine strommarkenähnliche Nekrose an der Herzspitze von Meerschweinchen, die durch 220 Volt Gleichstrom (Rachen-Rectum) getötet waren. Eine besondere Brüchigkeit des Myokards konnte er nicht feststellen. Das im Kammerflimmern verendete Herz verfällt sehr rasch in Starre (BATTELLI). Auch die Totenstarre tritt bald ein, wenn ein anhaltender Tetanus bestanden hatte (RODENWALDT).

Nach direkter Einwirkung von 220 Volt Gleichstrom auf die freigelegten Organe narkotisierter Meerschweinchen (anscheinend mit Metallelektroden) waren die Nervenzellen im N. femoralis zu einer homogenen Masse verschmolzen, die Kerne zusammengefloßen; im Muskel war die Struktur der Fibrillen verwaschen; in den Nieren waren die Capillaren extrem erweitert, die Glomeruli enthielten ausgetretenes Blut, die Epithelien hatten in der Gegend der Ansatzstellen der Pole an Färbbarkeit eingebüßt; Leber und Milz zeigten starke Hyperämie und Hämorrhagien, die Milz auch gröbere Zerreißen (PIETRUSKY).

¹⁾ GILDEMEISTER, M.: Neurol. Zentralbl. Bd. 36, S. 735. 1917.

²⁾ D'ARSONVAL: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 181, S. 1199. 1925. Dasselbst Nachweis seiner früheren Veröffentlichungen (vgl. auch oben).

³⁾ ZALKINSON: Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 31, S. 360. 1926 (Ber. über den 1. allruss. Kongr. f. Physiother. Leningrad 1925).

⁴⁾ Vgl. F. BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 565f.

⁵⁾ Nach KAWAMURA (Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, S. 168. 1921) ist die Gerinnung beim Meerschweinchen nach etwa 30 Sekunden langer Einwirkung von Gleichstrom (220 Volt) sehr verzögert, von Wechselstrom (nur ein Versuch) beschleunigt. Die Leukocytenzahl des peripheren Blutes ist bei beiden Stromarten um etwa 50% erhöht (Krampfleukocytose?). Der elektrische Strom fördert die Gerinnung von plättchenhaltigem Citratplasma durch Beschleunigung des Plättchenzerfalls (MILLS, C. A.: Chinese journ. of physiol. Bd. 1, S. 245. 1927).

⁶⁾ KAWAMURA, J.: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 231, S. 570. 1921.

⁷⁾ REGOLI, G.: Ann. ital. di chir. Jg. 5, S. 513. 1926.

⁸⁾ PIETRUSKY, F.: Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 535. 1925.

Alle diese Veränderungen sind vermutlich überwiegend durch JOULEsche Wärme und Elektrolyse bedingt¹⁾.

Die Organe von Feten eines mit Gleichstrom getöteten Muttertieres — die Früchte kleiner Haustiere können übrigens die Elektrokution der Mutter (auch bei Durchströmung vom Maul zum Mastdarm) überleben und bei genügender Reife durch Kaiserschnitt gerettet werden [JELLINEK²⁾] — zeigten anatomisch außer kleinsten Blutungen kein pathologisches Bild (PIETRUSKY).

Über die *mikroskopischen Befunde im Nervensystem* bestehen Meinungsverschiedenheiten. Bei Applikation elektrischer Schläge von 120 Volt am Bulbus und Rückenmark von Meerschweinchen erhielten BORDIER und PIÉRY³⁾ keine histologischen Veränderungen; nach Einstecken von Nadelelektroden ins Rückenmark und Anlegen von 110 Volt Gleichstrom für 8 Minuten (zunächst 400, dann 1200 Milliampere!), sowie nach Einführen der Anode ins Gehirn (600 Milliampere, Tod in 15 Sekunden) waren bei Nissl-Färbung die Markteile nahe der Eintrittsstelle des Stroms (offenbar durch elektrolytischen und thermischen Einfluß) in der Struktur vollkommen verwischt, unterhalb davon erhalten. Auch KRATTER⁴⁾, BATTELLI⁵⁾ und RODENWALDT⁶⁾ haben entweder keine oder nur gelegentliche und unspezifische Veränderungen beobachtet. CORRADO⁷⁾ und JELLINEK⁸⁾ haben destruktive Prozesse in den Ganglienzellen beschrieben, letzterer hat auch capilläre Blutungen im Gehirn und Rückenmark gesehen (neuerdings durch KAWAMURA bestätigt). Da BATTELLI sie auch vermißte, wenn er ausschließlich die Nervenzentren dem Stromdurchgang unterwarf, so erlaubt das negative Ergebnis nicht etwa den Schluß, daß in diesem Falle ein Herztod vorliegt. Das anatomische Korrelat der Funktionshemmung erscheint also bisher nicht gesichert. Wahrscheinlich sind zumeist sekundäre Veränderungen für primäre genommen worden⁹⁾. Gerade der Stromtod beweist, daß an sich unter Umständen in kürzester Frist zu beseitigende Fehlleistungen oder Lähmungen — wie Herzflimmern und Atemstillstand —, denen also eine stabile anatomische Abweichung unmöglich zugrunde liegen kann, den ohne Kunsthilfe unabwendbaren tödlichen Ausgang inauguriert. Man wird also nur ausnahmsweise unmittelbar letale Verletzungen der nervösen Zentralorgane anzunehmen haben.

Diese Auffassung ist von entscheidender Wichtigkeit für die Maßnahmen, die bei der Behandlung *durch Starkstrom verunglückter Menschen* zu ergreifen sind. Da bei Unfällen die äußeren Bedingungen sehr verschieden sind und eine sachkundige Beobachtung meist fehlt oder zu spät kommt, im streng wissenschaftlichen Sinne auch gar nicht durchführbar ist, so gestatten im allgemeinen nur statistische Angaben gewisse, mit Vorsicht zu bewertende Rückschlüsse. Einen zuverlässigeren, aber auch noch unvollkommenen Einblick in den Mecha-

¹⁾ Vgl. auch den Anhang S. 996.

²⁾ JELLINEK, St.: Beitr. z. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 29. 1924.

³⁾ BORDIER u. PIÉRY: Sitzungsber. der Assoc. franç. pour l'avancement des sc. vom Aug. 1902 in der Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 5, S. 96. 1903.

⁴⁾ KRATTER, J.: Der Tod durch Elektrizität. Leipzig u. Wien 1896.

⁵⁾ Vgl. BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 565f.

⁶⁾ RODENWALDT, E.: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med. Bd. 37, S. 35. 1909.

⁷⁾ CORRADO: Atti d. reale accad. medico-chirurg. di Napoli Bd. 52. 1898 (zitiert nach KAWAMURA: vgl. S. 970, Fußnote 5).

⁸⁾ JELLINEK, St.: Elektropathologie. Stuttgart 1903. — Vgl. auch GRANGE: Ann. d'hyg. publ. et de méd. lég. Bd. 13. 1885.

⁹⁾ E. HOMGREN (zit. nach P. KRÜGER: Naturwissenschaften Jg. 14, S. 1027. 1926) meint, das morphologische Korrelat der Tätigkeit und Erschöpfung der elektrisch (und physiologisch) gereizten Nervenzelle zu erkennen — doch kommen diese im Bereich normaler Funktionsbreite liegenden Veränderungen für die Frage der tödlichen Schädigung nicht in Betracht.

nismus des Stromtodes beim Menschen gewähren die Beobachtung bei der sog. elektrischen Hinrichtung [*Elektrokution*¹⁾].

Die Elektroden (salzwassergetränkte Schwämme) sind zu diesem Zweck an Stirn oder Scheitel und an einem Unterschenkel befestigt. Ursprünglich wurden technische Wechselströme von etwa 1500—2000 Volt und 7—10 Ampere durch den Delinquenten geschickt. Es zeigte sich aber, daß selbst bei einer Durchströmungsdauer von $\frac{1}{2}$ —1 Minute die Herztätigkeit höchstens vorübergehend aussetzte und kurze Zeit nach Abschalten der Puls mehr oder weniger zur Norm zurückkehrte. Bei Stromschluß tritt sofort Bewußtlosigkeit und allgemeiner Tetanus ein, der während der Durchströmung bestehen bleibt. Nach Öffnung ist die Muskulatur vollständig erschlafft und die Atembewegungen fehlen. Im Laufe der ersten bis zweiten Minute setzt aber die Respiration wieder ein, und die Bewußtlosigkeit beginnt allmählich zu schwinden. Stets mußte der Kontakt mehrmals wiederholt werden, um die Atmung endgültig aufzuheben und den Pulsschlag erlöschen zu lassen. Nach diesen Erfahrungen wurde, um die Durchströmungsdauer ohne Erzeugung widerwärtiger Verbrennungen an den Elektroden [auch die Innentemperatur wird erhöht!²⁾] verlängern zu können, der Strom nach wenigen Sekunden auf 400 Volt und 2—3 Ampere abgeschwächt und weitere 30 Sekunden durch den Körper gesandt. Soweit den Berichten zu entnehmen ist, war bei diesem Verfahren der Radialpuls nicht mehr zu tasten, und bei sofort nach dem Tode vorgenommener Leichenöffnung zeigten die Herzkammern fibrilläre Zuckungen, während die Vorhöfe regelmäßig und kräftig arbeiteten. Zur Lähmung der agonalen Atmung wird gewöhnlich der Strom nochmals für einige Sekunden auf die anfängliche Höhe gebracht. Nach der Darstellung von ALVENSLEBEN³⁾ erfolgen bei solchem Vorgehen, bei dem etwa 10 Sekunden auf die hohe Spannung entfallen, keine krampfhaften Muskelkontraktionen, kein Schreien und nur sehr geringe Verbrennungen: 16 Minuten nach Beginn war das freigelegte Herz ohne Bewegungen. Am Zentralnervensystem wurden gelegentlich verstreute kleine Blutaustritte gefunden, die Zellen selbst waren an sonst intakten Stellen mikroskopisch nicht merklich verändert; dagegen beschreibt SPITZKA wabenartige Lücken, in deren Bereich offensichtlich eine Zellerstörung — wohl durch Erhitzung — erfolgt war. An den Stromeintrittsstellen entstehen bei dem gegenwärtigen Vorgehen nur Brandblasen, keine Verkohlungen. Sonst finden sich lediglich Zeichen des Erstickungstodes.

Die Übereinstimmung dieser Angaben mit den Ergebnissen des Tierversuchs ist nicht zu verkennen. Trotzdem ist die *Ursache des Unfalltodes* lebhaft umstritten worden. Die meisten Forscher⁴⁾ sind aber jetzt der Ansicht, daß der Mechanismus des elektrischen Traumas (selbstverständlich abgesehen von Nebenverletzungen, über die noch zu sprechen sein wird) derselbe ist wie bei der experimentellen

¹⁾ Vgl. BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 575 ff. (daselbst einige Literaturangaben). — S. ferner F. BIRAUD: La mort et les accidents causés par les courants électriques de haute tension. Lyon-Paris 1893.

²⁾ E. A. SPITZKA (Proc. americ. phil. soc. Bd. 17, April 1908) maß im Wirbelkanal eine Temperatur von 49° C. JELLINEK vermutet, daß die Wärmeausdehnung des Liquor cerebrospinalis zur Kompression der nervösen Substanz führen könne (Elektropathologie. Stuttgart 1903). Nach A. H. WERNER (New York med. journ. a. med. record. Bd. 118, S. 498. 1923) bewirkt die Erhitzung vollständige Hämolyse.

³⁾ ALVENSLEBEN: Elektrotechn. Zeitschr. Jg. 34, S. 985. 1926. — Vgl. auch G. E. BLUE: Internat. journ. of med. a. surg. Bd. 39, S. 116. 1926 (zit. nach Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 8, S. 612. 1926).

⁴⁾ Vgl. die Literaturangaben am Beginn dieses Abschnittes. S. auch den Kommissionsbericht im Arch. of radiol. a. electrother. Bd. 27, S. 1. 1922.

Elektrokution des Hundes. Auch JELLINEK¹⁾, der Hauptgegner dieser Lehre, hat ihr früher sachlich zugestimmt, indem er folgende drei Todesarten der Verunglückten unterschied: 1. Primärer Herztod mit zeitweiligem Erhaltenbleiben der Atmung, des Bewußtseins usw. 2. Primäre Atemlähmung bei erhaltener Herzfunktion in den ersten Minuten. 3. Augenblickliche Lebensvernichtung mit sofortigem Versagen jeglicher Funktion. Auch betonte er ausdrücklich die Bedeutung der Stromstärke und des Stromverlaufs hinsichtlich der wirksamen Stromdichte in den betroffenen Organen [allerdings ohne den unterschiedlichen Einfluß mittlerer und hoher Stromstärken zu berücksichtigen²⁾]. Ausgehend von seinen Befunden am Zentralnervensystem³⁾, deren Regellosigkeit er nunmehr selbst hervorhebt, hat JELLINEK das Hauptgewicht mehr und mehr auf die nervöse und psychische Seite verlegt, das Herzkammerflimmern als fehlend oder unerheblich bezeichnet, die physikalischen Verhältnisse als Maßstab abgelehnt⁴⁾.

NAVILLE und DE MORSIER⁵⁾ entnehmen den experimentellen Ergebnissen folgende Arten des Stromtodes, den man in Übereinstimmung mit SCHRIDDE⁶⁾ von den Verbrennungsfolgen abtrennen muß: 1. tetanische Muskelkontraktionen; 2. Muskelstarre (nach hohen Intensitäten); 3. Beschleunigung der Herztätigkeit; 4. Kammerflimmern; 5. Herzcontractur (nach hohen Intensitäten); 6. Wirkungen auf das zentrale und periphere Nervensystem (zentral: Synkope, Konvulsion, Koma; peripher: vorübergehende Unerregbarkeit). Beim Menschen finden sie den Früh- und Spättod durch Herzschiädigung häufiger als das Ende durch Atemlähmung, während SIMONIN⁷⁾ die Erstickung zahlenmäßig in den Vordergrund stellt⁸⁾.

Man wird JELLINEK beistimmen, daß der Erfolg eines Unfalles am Menschen in höherem Grade an *konditionelle und konstitutive Bedingungen* gebunden ist als das Ergebnis des Tierversuchs⁹⁾. Die Wertigkeit dieser Faktoren im patho-physiologischen Prozeß ist aber ungleich. Es werden zumindest folgende Möglichkeiten zu unterscheiden sein: Umstände, die zwar die Gefährdung durch den Strom beeinflussen, aber den Mechanismus der Stromwirkung als solchen und die Empfindlichkeit gegen bestimmte Intensitäten nicht berühren [z. B. inner-atorische oder sonstige Widerstandsschwankungen der Haut, die unter anderem bei Ermüdung auftreten¹⁰⁾]; ferner Abweichungen der Schädigungsschwelle der

¹⁾ JELLINEK, St.: Ber. d. 77. dtsh. Naturforsch.-Versamml. in Meran 1905 (zitiert nach JELLINEK: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med., 3. Folge, Bd. 56, S. 237. 1918).

²⁾ JELLINEK, St.: Dtsch. med. Wochenschr. 1907, Nr. 10 u. 11. Dort behandelt JELLINEK den „animalischen Effekt“ formelmäßig als Funktion physikalischer und physiologischer Faktoren.

³⁾ JELLINEK, St.: Elektropathologie. Stuttgart 1903.

⁴⁾ JELLINEK, St.: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med., 3. Folge, Bd. 56, S. 221. 1918. Der elektrische Unfall. Leipzig u. Wien 1925.

⁵⁾ NAVILLE u. DE MORSIER: Presse méd. Jg. 35, S. 975. 1927.

⁶⁾ SCHRIDDE, H.: Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 52, S. 1607. 1926.

⁷⁾ SIMONIN, C.: Ann. de méd. lég. Jg. 7, S. 491. 1927.

⁸⁾ Befunde an Tieren, die durch technische Elektrizität verunglückt sind, gibt PH. SCHNEIDER: Wien. klin. Wochenschr. Jg. 38, S. 1333. 1925.

⁹⁾ Vgl. z. B. K. MEIXNER: Wiener klin. Wochenschr. Jg. 35, S. 619. 1922. — NEUREITER, F.: Beitr. z. gerichtl. Med. Bd. 5, S. 119. 1922 (daselbst Literatur). — SCHRIDDE, H.: Klin. Wochenschrift Jg. 4, S. 2143. 1925.

¹⁰⁾ Vgl. W. STRAUSS: Klin. Wochenschr. Jg. 4, Nr. 28. 1925; Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 107, S. 56. 1927. Nach C. P. RICHTER (Proc. of the nat. acad. of sciences [U. S. A.] Bd. 12, S. 214. 1926) ist der Widerstand gegen schwachen Gleichstrom beim Menschen und Affen im Schlaf viel höher als im wachen Zustande (z. B. 1400000 gegen 70000 Ω); bei plötzlichem Erwachen fällt der Widerstand rapid. Bei Wechselstrom von 66 Perioden vermißt C. LANDIS (Americ. journ. of physiol. Bd. 81, S. 6. 1927) derartige Unterschiede. ASPINALL (zit. nach JELLINEK: Elektropathologie, S. 86) behauptet, daß die Empfindlich-

Organe [z. B. beim Status thymicus¹⁾]; schließlich indirekt wirkende Momente wie Grad der Affektivität (z. B. Schrecktod), Erregbarkeit zentralhemmender Reflexeinrichtungen (Schockwirkung nach JELLINEK). Dieser letzte Fall unterliegt aus durchsichtigen Gründen keiner Regel und würde für das elektrische Trauma nur so weit spezifisch sein, als sein direkter Einfluß auf die nervösen Apparate mitwirkt.

Daß aber neben solchen psychischen und reflektorischen Hemmungen, besonders des Atemzentrums, alle früher aus dem Experiment abgeleiteten Sätze für den elektrischen Unfall gelten, wird durch eine Reihe *statistischer Tatsachen* belegt. Es werden nämlich bei Spannungen von 1000—6000 Volt Wechselstrom mehr Verletzungen als Todesfälle beobachtet, während bei niederen Spannungen die Todesfälle weitaus überwiegen [KLOSS²⁾]. Auch JAEGER³⁾ betont, daß Hochspannungsströme niederer Wechselzahl den Menschen trotz ausreichender Energiezufuhr oft nicht töten, sondern nur schwere Verbrennungen setzen. Nach SCOTT RAMM erholten sich bei Strömen über 650 Volt 62%, bei den üblichen Niederspannungsströmen nur 39% der „Schockerkranken“⁴⁾. KAWAMURA⁵⁾ beobachtete bei 2300 Volt Drehstrom ebenfalls etwa 38%, bei 100 bis 550 Volt Dreh- oder Gleichstrom aber nur knapp 12% tödliche Unfälle bei japanischen Arbeitern, die angeblich zumeist kräftig, gesund und gut genährt waren. Einen tieferen Einblick gewährt das Material SCHRIDDES⁶⁾. 36 der von ihm sezierten 37 Todesfälle, die bei kurzem Durchgang von 220 Volt Wechselstrom von Hand zu Fuß ohne grobe Zerstörung lebenswichtiger Organe erfolgten, zeigten *Status thymicus* (Arbeiter von 16—39 Jahren), während nur ein einziger, dem dieses Konstitutionsmerkmal fehlte, durch 220 Volt den Tod gefunden hatte. Bei der Verbreitung psychisch-nervöser Übererregbarkeit über die verschiedensten Typen auf der einen Seite, und bei der klassischen Labilität des Menschen gegen Starkstrom im Schlaf vermindert sei; die von ihm beschriebenen Unfälle geben aber keine zureichende Begründung dieser Auslegung. (Bekanntlich bildet die Haut die größte und in ihrem Wechsel ausschlaggebende Komponente des scheinbaren Gesamt Widerstandes. Einzelheiten über Leitungswiderstand von Geweben und Organen siehe bei M. GILDEMEISTER: Dies. Handb. Bd. VIII, 2. Hälfte).

¹⁾ Außer dieser Annahme, für die der Herztod des Thymikers bei verschiedenartigen Insulten spricht, wäre zu erwägen, ob das Thymikerherz einen verminderten elektrischen Leistungswiderstand besitzt, so daß der Strom eine erhöhte Dichte in den empfindlichen Elementen erlangt. Nach dieser Richtung weisen die Untersuchungen von CRILE, HOSMER und ROWLAND (Americ. Journ. of physiol. Bd. 60, S. 59. 1922), die fanden, daß die Leitfähigkeit des Gehirns durch Reizung zunächst steigt, bei Herannahen der Ermüdung aber wieder abnimmt und bei Eintritt von Erschöpfung jeder Art herabgesetzt ist, während die Leitfähigkeit der Leber vermehrt ist. Dieselben Erscheinungen werden durch Säureeinspritzung hervorgerufen, während eine Verschiebung des Säurebasengleichgewichtes nach der alkalischen Seite (z. B. nach Injektion von Thymoglandol, Pituglandol und Insulin) die indirekte elektrische Muskelerregbarkeit steigert (BEHRENDT u. HOPMANN: Klin. Wochenschrift Jg. 3, S. 2233. 1924. — HOPMANN, R.: Ebenda Jg. 5, S. 1552. 1926. — Vgl. auch E. GOEBEL u. S. HILLENBERG: Arch. f. Kinderheilkunde Bd. 78, H. 1. 1926). Auch R. WEBER (Münch. med. Wochenschr. 1925, S. 566) denkt an eine Herabsetzung des Widerstands der äußerst saftreichen Gewebe mancher Thymiker. Doch ist nach SCHRIDDE auch die Dünne und Feuchtigkeit der Thymikerhaut zu berücksichtigen.

²⁾ KLOSS: Elektrotechn. Zeitschr. 1918, S. 130. Bei der Berufsgenossenschaft für Feinmechanik und Elektrotechnik werden jährlich über 70 schwere elektrische Unfälle an Hochspannung ohne tödlichen Ausgang gemeldet. Ebenda 1921, S. 233.

³⁾ JAEGER, H.: Schweiz. med. Wochenschr. Jg. 51, S. 1250. 1921.

⁴⁾ Amerikanischer Kommissionsbericht. Arch. of radiol. a. electrother. Bd. 27, S. 1. 1922. Die Referenten (bes. G. LEVY) neigen zur Annahme des Kammerflimmerns als wichtigster Todesursache.

⁵⁾ KAWAMURA, J.: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 231, S. 570. 1921.

⁶⁾ SCHRIDDE, H.: Münch. med. Wochenschr. 1924, S. 1674; Klin. Wochenschr. 1925, S. 2143. Über die Häufigkeit der thymischen Konstitution bei Stromgetöteten vgl. besonders F. NEUREITER: Beitr. z. gerichtl. Med. Bd. 5, S. 119. 1922.

Thymikerherzens auf der anderen Seite, ist die Annahme eines Herztodes in diesen Fällen kaum von der Hand zu weisen¹⁾).

Mit Sicherheit gilt dieser Schluß für 15 Fälle, bei denen ein Lungenödem fehlte, das Herz also sofort stillstand. In diesem Sinne spricht auch die Stelle des Stromeintritts: 87% der Verbrennungen befanden sich an der linken, 12% an der rechten Hand²⁾. Das Gehirn war stets unverändert. Entgegen JELLINEK betrachten besonders auch BORUTTAU sowie u. a. BALKHAUSEN und GRUETER³⁾ den Weg des Stroms durch den Körper bei dem Unfall als geradezu ausschlaggebend. Während jedes Herzkammerflimmern das Leben außerordentlich gefährdet, haben nach ALVENSLEBEN⁴⁾ bei unmittelbarer, heftiger Einwirkung auf den Kopf Wiederbelebungsversuche oft in sehr kurzer Zeit Erfolg.

Der einseitige Standpunkt JELLINEKS ist also nicht zu halten. Unbedingt ist ihm beizupflichten, daß *künstliche Atmung* in jedem Falle geboten ist, baldigst sachgemäß durchgeführt werden muß und nicht vor dem sicheren Tode (Leichenflecke! Weichheit der Cornea trägt. RODENWALDT) aufgegeben werden darf. Aber durch künstliche Atmung allein kann eine große Zahl von Verunglückten nicht am Leben erhalten werden, und es ist irreführend, von einem elektrischen Scheintod (JELLINEK) zu sprechen. Die Bekämpfung des Herzflimmerns und sonstige, insbesondere technische Maßnahmen (schleunigste Stromunterbrechung usw.) sind an dieser Stelle nicht zu erörtern⁵⁾. Von nochmaligem kurzen Anlegen der Unfallspannung an den Verunglückten, wie es von JELLINEK im Anschluß an die erwähnten Erfahrungen am Tier vorgeschlagen wurde, ist unbedingt abzuraten. (Es soll in diesem Zusammenhang erneut betont werden, daß die wirksame Stromstärke aus der angelegten Spannung nur mit großer Unsicherheit abzuschätzen ist. Diese Tatsache ist selbstverständlich bei der Beurteilung aller Unfälle zu berücksichtigen.) Daß schwere Verletzungen, Verbrennungen, Verkohlungen als solche tödlich sein können — ebenso Folgezustände wie Sturz von Masten, Nachblutungen usw. —, bedarf keiner Erörterung.

Der *Stromdurchgang*⁶⁾ ist gewöhnlich von tetanischen Muskelkontraktionen begleitet, welche die Atmung behindern, so daß bei langdauerndem Kontakt Erstickung eintreten kann⁷⁾. Das Bewußtsein ist nicht selten erhalten, der Grad der psychischen Beteiligung und der empfundenen Schmerzen ist sehr variabel; häufig bestehen Sensationen von seiten des Herzens, seltener auch sensorische Erregungen. Bei Bewußtseinsverlust erfolgt zentraler Atemstillstand;

¹⁾ Es kann an dieser Stelle nicht die gegenwärtig heftig umstrittene Thymusfrage diskutiert werden. Für den vorliegenden Zweck dürfte der Hinweis genügen, daß die von SCHRIDDE angeführten Fälle durch einen bestimmten Habitus gekennzeichnet und — unabhängig von der Stellung der Thymus im gesamten Konstitutionsbilde — durch minderwertige (dilatierete und hypertrophierte) Herzen stigmatisiert sind (SCHRIDDE, H.: Münch. med. Wochenschr. 1924, S. 1674. — Vgl. ferner besonders C. HART: Konstitution u. Disposition. Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Jg. 20, 1. Abt. 1922. — HAMMER, J. A.: Die Menschenthymus. Leipzig 1926. — Ausführliche Literatur auch bei C. EICKHOFF: Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 7, S. 561. 1926).

²⁾ Mit SCHRIDDE muß man aber auch erwägen, daß die linke Hand eine zartere Haut hat als die schwierige rechte Arbeitshand.

³⁾ BORUTTAU, H.: Vierteljahrsschr. f. gerichtl. Med. Bd. 55, S. 1. 1918. Dagegen JELLINEK: Ebenda, Bd. 56, S. 221. 1918. Vgl. auch die Kontroverse in der Elektrotechn. Zeitschr. 1918. BALKHAUSEN, P. u. H. A. GRUETER: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 180, S. 273. 1923.

⁴⁾ ALVENSLEBEN: Sitzungsber. d. Berlin. med. Ges. vom 13. Mai 1925 (Klin. Wochenschrift 1925, S. 1281).

⁵⁾ Vgl. z. B. JELLINEK: Wien. klin. Wochenschr. Jg. 39, S. 1338. 1926.

⁶⁾ In der allgemeinen Darstellung folge ich BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 586 u. JELLINEK: Der elektrische Unfall. Leipzig u. Wien 1925.

⁷⁾ BALTHAZARD: Bull. de l'acad. de méd. Bd. 88, S. 111. 1922.

klonische Krämpfe kommen vermutlich nur bei unmittelbarer Durchströmung des Gehirns zustande (das Fehlen der Konvulsionen ist entgegen JELLINEK kein Beweis für das Fehlen von Herzflimmern, da beim Tier das Auftreten der klonischen Zuckungen durch Herzflimmern verhindert wird. BATTELLI). Ob tonische Krämpfe die Bewußtlosigkeit einleiten, ist unbekannt. Nach Unterbrechung des Stroms schwinden die geschilderten Sensationen meist rasch und hinterlassen höchstens eine vorübergehende Schwäche. Auch nach spontanem Erwachen aus Bewußtlosigkeit oder nach Wiederbelebung bleiben oft keine Störungen, häufig aber zunächst mehr oder weniger schwere Benommenheit, Gliederschlaffheit, Pulsverlangsamung, Blutdruckerhöhung, als deren Ursache JELLINEK eine mit Liquordrucksteigerung einhergehende akute Hirnschwellung vermutet (in Analogie zu elektrischen Ödemen der Haut); selten Krampf-, Erregungs- und Verwirrungszustände; gelegentlich Pupillendifferenzen, HORNERSches Syndrom, Kataraktbildung¹⁾, auch sonstige subjektive und objektive Störungen der Sinnesorgane und des Zentralnervensystems; ausnahmsweise auch periphere Lähmungen. Haut- und Schleimhautblutungen, Blutauswurf²⁾, Störungen der Darm- und Leberfunktion³⁾, der Nieren- und Blasen-tätigkeit (Albuminurie, Hämaturie, Glucosurie) wurden ebenfalls beobachtet. Die meisten Veränderungen bilden sich in einiger Zeit zurück, doch können nervöse Schäden hartnäckig sein, heilen aber bis auf Ausnahmen (psychogene Nachwehen wie bei anderen Unfällen). Neuerdings ist, wie erwähnt, auch vorübergehendes Vorhofflimmern beobachtet worden [R. JAKSCH-WARTENHORST und J. RIHL⁴⁾]. Selbstverständlich wird man mit der Möglichkeit zu rechnen haben, daß auch ein Kammerflimmern spontan in normale Rhythmik übergeht⁵⁾. Doch wird auch von Spät-todesfällen, stunden- oder gar tagelang nach der Wiederbelebung, aus unbekannter Ursache berichtet.

An den *Eintrittsstellen des Stroms*, der fast immer, mindestens an einer Stelle, durch Metallteile zugeleitet wird, entstehen durch die Stromwärme, die besonders in den Übergangsschichten des Organismus, aber auch im metallischen Leiter entwickelt werden kann, oder durch Lichtbogen Verbrennungen, die mit Rötung oder Blasenbildung, eventuell Verkohlungen bis in die Tiefe, und Calciniierung von Knochen einhergehen⁶⁾. Oft wird die Haut mit Bestandteilen des berührten Leiters imprägniert oder mechanisch durch ihn verletzt. Bei Gleichstrom treten elektrolytische Wirkungen hinzu. Als besondere Erscheinungsform der elektrischen Einwirkung betrachtet JELLINEK die Hautveränderungen an der Berührungsstelle mit dem Leiter. Diese sog. *Strommarke* bildet einen mehr oder minder genauen Abdruck des berührten Gegenstandes. Sie ist von blaßgelber Farbe, harter Konsistenz, hat gewöhnlich einen erhabenen Rand und ein ein-

¹⁾ Vgl. besonders VAN LINT: Übersichtsber. in der Soc. belge d'ophthalm. zu Brüssel am 28. Nov. 1909, ref. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 9 (Neue Folge), S. 107. 1910; KOMOTO, J.: Ebenda S. 126. — Ferner STREBEL: Schweiz. med. Wochenschr. Jg. 30, S. 689. 1921. — SPIR: Arch. f. Augenheilk. Bd. 90, S. 127. 1922.

²⁾ KAWAMURA, J.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 12, S. 168. 1921. Dasselbst auch S. 180 Zusammenstellung der Literatur über nervöse Störungen. — Ferner RICCA: Giorn. d. med. ferrov. Jg. 1, S. 443. 1921 (Ref. Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 2, S. 217. 1923). — HERMANN: Med. Klinik 1923, S. 497.

³⁾ Ulcusbildung im Intestinaltrakt? (NATORP, W.: Arch. f. Orthop., Mechanotherap. u. Unfallchir. Bd. 23, S. 306. 1925.)

⁴⁾ JAKSCH-WARTENHORST, R. u. RIHL: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 50, S. 110. 1926.

⁵⁾ Literatur über transitorisches Kammerflimmern beim Menschen s. bei W. NATORP: Arch. f. Orthop., Mechanotherap. u. Unfallchir. Bd. 23, S. 306. 1925.

⁶⁾ Vgl. FR. REUTER: Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 1, S. 362. 1922. Auch andere eigenartige Knochenschädigungen sind beobachtet worden. Vgl. J. PALUGYAY: Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstr. Bd. 32, S. 568. 1924.

gedelltes Zentrum. Die Oberhaut ist zumeist erhalten, mit der Unterlage fest verbunden. Sie zeigt weder Blasenbildung (makroskopisch) noch Rötung, weder Entzündung noch Schmerz. Sie erscheint oft erst in der zweiten oder dritten Woche nach dem Unfall; nach unter Umständen wochenlangem, unverändertem Bestehen kommt es meist ohne Eiterung zur Abstoßung, oft unter tiefgreifendem Zerfall der anscheinend intakten Umgebung. Der Defekt wird durch ungewöhnlich üppige Granulation ausgefüllt und mit weicher, glatter, gefäßführender, nicht schrumpfender Narbe gedeckt. Zuweilen wird die Haut und das unterliegende Gewebe spaltartig oder röhrenförmig eröffnet; diese Zerstörungen, die ebenfalls zum Spätzerfall (aseptische Nekrose mit Brüchigkeit und Thrombosierungstendenz der Gefäße) neigen, stellt JELLINEK in eine Reihe mit den Strommarken. Ferner beschreibt er lokale funktionelle Gefäßveränderungen [Paralysen, Spasmen, Ödeme¹⁾]. PIETRUSKY²⁾ beobachtete starke Gefäßkontraktion im Zentrum von Strommarken.

Mikroskopisch ähnelt die Strommarke nach dem Urteil zahlreicher Untersucher einer Verbrennung³⁾, doch sind von manchen Seiten auch gewisse Unterschiede hervorgehoben worden⁴⁾, die schon JELLINEK⁵⁾ darauf zurückführte, daß die Hitze nicht nur wie bei der gewöhnlichen Verbrennung von der Oberfläche wirkt, sondern als JOULEsche Wärme im durchflossenen Gewebe selbst entsteht. Bei Gleichstrom sind Ein- und Austrittsstelle — wohl auf Grund elektrolytischer und kataphoretischer Vorgänge — polar gekennzeichnet (Versuche an Leichenhaut, SCHRIDDE und BEEKMANN). Eigenartige, auch experimentell am lebenden Tier sowohl durch Gleich- wie durch Wechselstrom zu erzeugende Veränderungen — fadenförmige Ausziehung der Basalzellen des Rete Malpighii — beschreibt KAWAMURA⁶⁾, der in ihnen einen mechanischen Effekt der elektrischen Energie erblickt (ähnliche Ansichten äußerten d'ARSONVAL und JELLINEK bei anderen Zerstörungen). Wenn auch nach experimentellen Vergleichen die plötzliche starke Erhitzung des Gewebes die Hauptrolle spielen mag, so wird man doch den elektrischen Hautveränderungen in mancher Hinsicht eine Sonderstellung gegenüber gewöhnlichen Brandwunden einzuräumen haben, zumal da auch der weitere Verlauf — wie erwähnt — bemerkenswerte Unterschiede erkennen läßt⁷⁾.

Von den geschilderten Verletzungen und sekundären groben Veränderungen abgesehen, entspricht der *Obduktionsbefund* den Beobachtungen an Mensch und Tier nach Elektroktion. Auch hinsichtlich der ähnlichen mikroskopischen Befunde JELLINEKS⁸⁾ am Hirn und Rückenmark sei auf die dortigen Ausführungen verwiesen. Neuerdings hat auch KAWAMURA Blutungen und Zellveränderungen

¹⁾ Einzelheiten bei JELLINEK: Der elektrische Unfall. Leipzig u. Wien 1925.

²⁾ PIETRUSKY, F.: Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 535. 1925. Zur Histopathologie dieser Gefäßveränderungen vgl. E. AIEVOLI: Rinascenta med. Jg. 2, S. 49. 1925 (referiert Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 434. 1926).

³⁾ Vgl. besonders H. SCHRIDDE und A. BEEKMANN: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 252, S. 774. 1924. Früher: MALLY: Rev. de chir. Bd. 21, S. 321. 1900. Weitere Literaturangaben: KAWAMURA, J.: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 231, S. 570. 1921. — BALTHAZARD: Arch. d'électr. méd. Nr. 207, S. 98. 1907. — STRASSMANN, G.: Zeitschr. f. Medizinalbeamte u. Krankenhausärzte 1926, S. 287; Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 9, S. 699. 1927. — WEIMANN, W.: Ebenda S. 587.

⁴⁾ MEREMET, C. W. G.: Geneesk. tijdschr. v. Nederlandsch Ind. 1917, Nr. 22; Klin. Wochenschr. 1923, S. 1362.

⁵⁾ JELLINEK, St.: Wien. klin. Wochenschr. 1918, Nr. 45.

⁶⁾ KAWAMURA, J.: Zitiert auf S. 976. — Ferner G. STRASSMANN: Ärztl. Sachverst.-Zeit. Jg. 31, S. 15. 1925.

⁷⁾ Vgl. auch G. RIEHL: Münch. med. Wochenschr. 1923, S. 1119.

⁸⁾ JELLINEK, St.: Elektropathologie. Stuttgart 1903.

im Zentralnervensystem gesehen, während SCHRIDDE¹⁾ in zahlreichen Fällen das Gehirn unversehrt fand. Gelegentlich begegnet man auch Zerstörungen in anderen inneren Organen [Zerreiung von Herzmuskelfasern usw. KAWAMURA²⁾. Wachsartige Muskeldegeneration. M. B. SCHMIDT³⁾. Gefäßschädigungen⁴⁾] sowie Knochenverletzungen (insbesondere am Schädel)⁵⁾.

NATORP⁶⁾ betont den schroffen Wechsel von Gefäßverengung und -erweiterung mit Stase und kleinen Hämorrhagien in Hautmuskeln usw.; er vermutet im Anschluß an RICKER⁷⁾, daß der elektrische Strom zunächst am vasomotorischen Nervensystem angreift und auf diesem Wege die Trophik der Gewebe beeinflußt und folgert, daß Ödeme, Geschwürsbildungen usw. durch lokale oder reflektorische, von den Gefäßnerven vermittelte Kreislaufstörungen bedingt sind, die möglicherweise durch eine hinterbleibende Erregbarkeitsänderung aufrechterhalten werden⁸⁾. Obschon eine reizende oder lähmende Wirkung des elektrischen Stromes auf die nervösen Elemente des Gefäßapparates (vielleicht auch auf die contractilen Bestandteile der Arteriolen, Capillaren und kleinsten Venen) nicht zu bezweifeln ist⁹⁾, haben diese Vorgänge im Gesamtbilde wahrscheinlich nur eine beschränkte Bedeutung und schließen jedenfalls eine unmittelbare Wirkung auf jede tätige Zelle in keiner Weise aus.

An Nebenbefunden erwähnt PIETRUSKY eine häufige fleckweise Homogenisierung des Inhalts kleiner Gefäe, ZIEMKE eine Umwandlung des Blutfarbstoffs in den der Hitzewirkung ausgesetzten Hautpartien in Hämatin bzw. in Kohlenoxydhämoglobin im benachbarten Bereich bis in die unterliegende Muskulatur.

Die Zahl der elektrischen Unfälle hat in den letzten Jahrzehnten mit dem Wachsen von Stromerzeugung und -verbrauch zugenommen, ist aber im Verhältnis zur Ausdehnung der Elektrifizierung zurückgegangen [JÄGER¹⁰⁾]. Von 1908 bis 1915 erhöhten sich die Todesfälle durch elektrischen Unfall von 4 auf 100/00 der Unglückstodesfälle [ZIEMKE¹¹⁾]. Im Jahre 1913 ereigneten sich in Preußen 188, im Jahre 1923 300 Todesfälle durch elektrischen Strom, die zum größten Teil Männer betrafen [MÜLLER-HESS u. HEY¹²⁾]. Nur von Männern sind bisher

1) SCHRIDDE, H.: Klin. Wochenschr. 1925, S. 2143. — Ebenso E. ZIEMKE: Monatsschr. f. Unfallheilk. u. Versicherungsmed. Jg. 30, S. 107 u. 121. 1923. — PIETRUSKY, F.: Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 535. 1925 (trotz Verbrennung des Schädels!). — GÜBLER: Ebenda Bd. 8, S. 406. 1926.

2) Nach ZIEMKE (Monatsschr. f. Unfallheilk. u. Versicherungsmed. Jg. 30, S. 107 u. 121. 1923) zeigt das Herz derartige Schädigungen nur, wenn es in der Strombahn gelegen hatte. — Vgl. auch PIETRUSKY (zitiert unter 1).

3) SCHMIDT, M. B.: Verhandl. d. 14. Tag. d. Dtsch. pathol. Ges. Erlangen 1910; — BALKHAUSEN, P. u. H. A. GRUETER: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 180, S. 273. 1923.

4) Vgl. besonders J. F. MARTIN, P. CONVERT u. J. DECHAUME: Lyon. chir. Bd. 21, S. 13. 1924 (ref. Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 4, S. 591. 1924). — v. D. HÜTTEN: Arch. f. orthop. u. Unfall-Chir. Bd. 19, S. 174. 1921. — SCHÜCK: Zeitschr. f. ärztl. Fortbild. 1925 (mehrfache, schließlich tödliche Apoplexien im Laufe von 3 Jahren nach elektrischem Unfall).

5) Vgl. z. B. E. GÜBLER: Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med. Bd. 8, S. 406. 1926 (Literatur!).

6) NATORP, W.: Arch. f. orthop. u. Unfall-Chir. Bd. 23, S. 306. 1925.

7) RICKER, G.: Strahlentherapie Bd. 5, S. 679. 1925; Pathologie als Naturwissenschaft. Berlin 1924.

8) PFALZ (Dtsch. med. Wochenschr. 1922, S. 1647) führt eine Hypertonie nach Starkstromunfall auf erhöhte Erregbarkeit des Vasomotorenzentrums zurück.

9) Z. B. sah PIETRUSKY an Bauchhaut und Peritöneum des lebenden Tieres bei Durchleiten von Gleichstrom (220 Volt) unter dem Mikroskop an einzelnen Stellen eine extreme Venenverengung, die auch nach Abschalten des Stromes anhielt. Bei diesen und anderen derartigen Versuchen ist übrigens die Einmischung der Elektrolyse zu berücksichtigen.

10) JÄGER, H.: Dtsch. Zeitschr. f. Chir. Bd. 159, S. 34. 1920; Zentralbl. f. Gewerbehyg. u. Unfallverhütg. 1921, S. 153.

11) ZIEMKE, E.: Monatsschr. f. Unfallheilk. u. Versicherungsmed. Jg. 30, S. 107. 1923.

12) MÜLLER-HESS u. HEY: Jahresk. f. ärztl. Fortbild. Jg. 16, H. 9, S. 8. 1925.

versuchte oder vollendete Selbstmorde durch elektrischen Strom bekanntgeworden, die 1920 in der Schweiz 4,5% der gemeldeten elektrischen Unfälle ausmachten (JÄGER). Nach NATORP¹⁾ werden von den bei der Berufsgenossenschaft für Feinmechanik und Elektrotechnik gemeldeten elektrischen Unfällen

ca. 70% durch hochgespannten Wechselstrom,
 „ 28% „ niedriggespannten Wechselstrom und
 „ 2% „ Gleichstrom (der im industriellen Betriebe die geringste Verwendung findet) verursacht. Von den Verunglückten werden
 ca. 48,5% tödlich geschädigt,
 „ 3 % dauernd völlig erwerbsunfähig,
 „ 44 % „ teilweise erwerbsunfähig und
 „ 4,5% vorübergehend erwerbsunfähig.

Im Gegensatz zu den Angaben NATORPS nehmen nach ALVENSLEBEN²⁾ nur ungefähr 10% der gemeldeten Unfälle durch elektrischen Strom ein tödliches Ende. Die Mehrzahl der Unfälle erfolgt in den Sommermonaten (Juni-August) infolge vermehrter Ermüdung (Unachtsamkeit!) und Schweißbildung in der Hitze (JÄGER).

2. Intermittierender Gleichstrom (Elektronarkose durch konstante, intermittierende und sinusoidale Ströme).

Einige den konstanten Gleich- und sinusoidalen Wechselströmen, namentlich am Warmblüter, nicht zukommende eigenartige physiologische Wirkungen entfaltet intermittierender Gleichstrom bestimmter Beschaffenheit. *Innerhalb ziemlich enger Grenzen von Frequenz, Periodendauer und Intensität* vermag er Tiere in einen *narkoseartigen Zustand* zu versetzen [ST. LEDUC³⁾]. Am wirksamsten erweist sich ein Verhältnis von Stromschlußdauer zu Strompause wie 1 : 10 bei etwa 100 Schließungen und Öffnungen in der Sekunde, d. h. wenn jeder der rechteckigen Stromstöße $\frac{1}{1000}$ Sekunde dauert⁴⁾. Eine Erhöhung der Frequenz auf ungefähr das Doppelte ist ohne wesentlichen Einfluß, Erniedrigung auf etwa ein Drittel scheint bei manchen Tierarten (z. B. Katzen) noch zureichend, bei anderen unzulänglich. Bei geringer (unter 60) und besonders bei sehr niedriger (etwa 13 pro Sekunde) Reizfrequenz zeigen sich heftige muskuläre Reaktionen; große krampfartige Bewegungen der Gliedmaßen, exzessive Atemexkursionen des Thorax, allgemeines intensives Muskelzittern; ebenso wirkt eine Steigerung der Reizfrequenz auf 300 und mehr pro Sekunde. Bei mittleren Frequenzen von etwa 100 pro Sekunde verhält sich die Muskulatur ziemlich ruhig. Bei erheblicher Abweichung von dem genannten Unterbrechungsverhältnis bleibt das Tier entweder unbeeinflusst oder verfällt bei Verstärkung des Stroms in Tetanus [Roos⁵⁾].

Der Strom soll beim Warmblüter in antero-posteriorer Richtung verlaufen (Verhütung von Schwindel), und zwar vom Vorderhaupt zur hinteren Rückenpartie oder zu den vorderen unteren Teilen des Thorax, wenn eine Durchströmung des Rückenmarks vermieden werden soll. Wird die Kathode an den Kopf gelegt,

¹⁾ NATORP, W.: Arch. f. orthop. u. Unfall-Chir. Bd. 23, S. 306. 1925.

²⁾ Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Dr. E. SCHILF (Berlin). Einige andere statistische Angaben s. bei P. STERN: Elektrische Installation für Licht u. Kraft, S. 206ff. Berlin u. Leipzig 1922.

³⁾ LEDUC, ST.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 85, S. 199. 1902; Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 54, S. 1297. 1902; Ann. d'électrobiol. Bd. 5, S. 526. 1902; Arch. f. physikal. Med. Bd. 5, S. 3. 1909/11.

⁴⁾ LEDUC, ST.: Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 5, S. 374 u. 403. 1903. — Vgl. auch K. v. NEERGARD: Arch. f. klin. Chir. Bd. 122, S. 100. 1922.

⁵⁾ Roos, O.: Studien über den „Elektrischen Schlaf“. Inaug.-Dissert. Straßburg 1916.

so ist die benötigte Intensität geringer, der Schlafzustand vollkommener als bei positiver Kopfelektrode.

Unmittelbar nach Einschalten des Stromes verfallen die Tiere (Kaninchen, Hund, Katze), besonders bei brüsker Steigerung des Stroms, in ein *Erregungsstadium*, das sich aber nach LEDUC beim Kaninchen durch langsames Einschleichen verhindern läßt. Wenn 1—2 mA im unterbrochenen Kreis erreicht sind (d. h. 10—20 mA konstant), ist das Kaninchen anästhetisch, reagiert auch auf starke Reize höchstens mit einigen Reflexbewegungen, besonders wenn das Rückenmark nicht durchströmt wird. Beim Hund und bei der Katze scheint sich auch durch vorsichtiges Einschleichen das Erregungsstadium nicht ganz vermeiden zu lassen. An der Katze fand TSCHAGOWETZ¹⁾ bei Schließen und Öffnen eines Stroms von 0,5—1,0 mA leichtes Zucken, das sich bei Schließen eines Stroms von 2—5 mA zu dauernder Unruhe steigert; nach Schließen von 10 mA tritt für kurze Zeit ein tonischer Krampf der ganzen Muskulatur ein, der nach einigen Sekunden aufhört; bei Einschalten von 15—20 mA erfolgt ein anhaltender allgemeiner tonischer Krampf mit Atemstillstand, der zum Tode führen kann. Wird nunmehr die Intensität auf 5—10 mA vermindert, so liegt das Tier mit normalem Puls und beschleunigter Atmung reglos und ziemlich unempfindlich hingestreckt, zeigt aber erhöhte Sehnenreflexe (die ROOS auch beim Kaninchen an der Achillessehne fand — nicht beim Hund), und zwar um so mehr, je stärker (krampfnäher) der Strom ist. [Diese allgemeine Reflexsteigerung beruht möglicherweise auf der besonderen Art des Stroms²⁾.]

Auch beim Hund und Kaninchen gelingt die Erreichung des narkotischen Zustandes rascher, wenn der Strom plötzlich in voller Stärke geschlossen oder doch rasch gesteigert und nach Eintritt des Atemstillstandes gesenkt wird³⁾. Ist der voll eingeschaltete Strom nicht zu stark, so erschläft beim Kaninchen die kontrahierte Muskulatur nach 10 Sekunden, und die Atmung setzt bald danach ein. Die Pupillen sind verengt, reagieren aber auf Licht, auch der Cornealreflex ist meist erhalten; gewöhnlich werden anfangs Darm und Blase entleert, die Temperatur sinkt etwas. Der Schlaf kann stundenlang aufrecht erhalten werden, bei Ausschleichen des Stroms erwacht das Tier erst auf äußere Reize, bei plötzlicher Beendigung der Durchströmung ist es meist sofort vollständig munter, selten etwas benommen und zeigt keine Furcht vor einer Wiederholung des Verfahrens, die ohne Schaden mehrfach vorgenommen werden darf⁴⁾. Der *Blutdruck* steigt beim Einschleichen allmählich an, bei plötzlichem Einschalten sinkt er nach vorübergehender Erhöhung etwas ab, um alsbald erneut zu steigen; während des Betäubungszustandes bleibt er — bei regelmäßiger, vertiefter Atmung⁵⁾ — auf einem erheblich über der Norm liegenden Wert, um nach

¹⁾ TSCHAGOWETZ, W.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 146, S. 567. 1912. In diesen Versuchen wurde der Strom durch Stimmgabeln unterbrochen, die Stromschlußdauer ist nicht mitgeteilt, doch weicht sie von der Vorschrift LEDUCS ab, da der Amperemeterausschlag im konstanten Kreis 2—4mal so groß war wie im intermittierten Kreis.

²⁾ Vgl. die obige Anmerkung über das Unterbrechungsverhältnis in den Versuchen von TSCHAGOWETZ.

³⁾ Nach TSCHAGOWETZ kann auch Gleichstrom, der mit krampferregender Intensität (20—40 mA) eingeschaltet und allmählich abgeschwächt wird, einen oberflächlichen Schlafzustand herbeiführen oder nach Einleitung mit intermittierendem Strom unterhalten. ROOS erzielte weder mit konstantem, noch mit faradischem Strom Schlaf; LEDUC fand ebenfalls faradische und auch sinusoidale Ströme ungeeignet zur Erzeugung der Elektronarkose. Vgl. dagegen die Versuche von SCHEMINZKYS an Kaltblütern.

⁴⁾ Daß VAILLANT angibt, bei häufiger Wiederholung Abmagerung der Tiere beobachtet zu haben, wurde schon oben erwähnt.

⁵⁾ Nach NEERGARD (zitiert auf S. 979) besteht sog. Preßatmung auch unter den günstigsten Bedingungen.

Öffnen zu ihr abzufallen. Der Urin enthält nach dem Versuch weder Eiweiß noch Zucker.

Wird nach Erreichung des Schlafzustandes die Stromstärke erhöht, so wird die *Respiration* zunächst vertieft und beschleunigt, dann unregelmäßig und oberflächlich und versagt schließlich; inzwischen schlägt das Herz weiter. Schaltet man den Strom aus, so setzt die Atmung auch nach einem Stillstand von einer Minute fast immer spontan ein. Wenn die Atmung infolge zu langer Hemmung von selbst nicht wiederkehrt, sogar wenn schon asphyktischer Herzstillstand eingetreten ist, kann das Tier durch künstliche Respiration (LEDUC benutzt kurze Elektrisierungen im Rhythmus der Atmung) wiederbelebt werden. Steigerung der Spannung um 1–2 Volt über die atemlähmende Potentialdifferenz (ca. 4 Volt beim Kaninchen) führt zu Herzstillstand und Tod. LEDUC hält die Elektrokution mit schwachen intermittierenden Strömen (die zuerst die Perzeption lähmen) für wesentlich milder als die amerikanische Hinrichtung mit Hochspannung¹⁾. In einem Selbstversuch konnte er aber mit 4 mA nur eine völlige Bewegungsunfähigkeit (auch Sprache gelähmt, Atmung behindert) erreichen, während Empfindung und Bewußtsein erhalten waren, so daß er den Zustand eines qualvollen Alpdrückens durchlebte. Infolge Gefährdung der Organe der Halsgegend (Bulbus med., Glottismuskulatur), in der die größte Stromdichte herrscht, kommt die Anwendung der Elektronarkose der Zentralorgane beim Menschen nicht in Betracht.

An oberflächlichen *sensiblen Nerven* läßt sich am Menschen mit differenter Kathode bei Steigerung des intermittierenden Stroms, die zunächst von Parästhesien begleitet ist, eine vollständige Anästhesie erreichen. An gemischten oder tiefliegenden Nerven entstehen Contracturen der durch den Nerven versorgten oder der unter der Kathode liegenden Muskeln und verhindern die Durchführung der Anästhesie [LEDUC²⁾].

Nach Öffnen eines intermittierenden Stroms von 55 Volt und 4 Sekunden Dauer erleiden Kaninchen einen *epileptischen Anfall* mit 3 Stadien: tonische Krämpfe, Konvulsionen, Koma. Auf 110–120 Volt und 40–80 mA für 5 bis 15 Sekunden in der Richtung vom Nacken zur Stirn entsteht beim Hunde eine minutenlange Astasie, bei der das Tier wie im Rausch umtaumelt, aufsteht, wieder fällt usf. Danach rast der Hund anscheinend blind umher, zeigt Hypersensibilität und beschleunigte Atmung, schließlich sucht er ins Helle zu stürzen³⁾. Floß der Strom von der Stirn zum Nacken, so fehlen in dem Bilde Astasie, psychische Blindheit und Phototropismus. Für die Stromanwendung besteht Amnesie. Wird der Strom von der unteren zur oberen (cervicalen) Partie der Wirbelsäule geschickt, so sinkt das Tier unbeweglich zusammen, ist unempfindlich, gleich-

¹⁾ Vgl. auch L. RABINOVITCH (Arch. d'électr. méd. Nr. 181, 1906), nach deren Angabe schon ein Strom von 14 Volt und 3 mA im Unterbrechungskreise in etwa 1 Minute ein kräftiges Kaninchen unter Erlöschen von Herz- und Atemtätigkeit tötet; demnach würden zur Elektrokution des Menschen 150–200 V genügen; bei 40% dieser Spannung wäre Aufhebung der Sensibilität und des Bewußtseins zu gewärtigen.

²⁾ Vgl. auch O. GÜNZEL: Berlin. klin. Wochenschr. 1908, S. 2021; NEERGARD, K.V.: Arch. f. klin. Chir. Bd. 122, S. 100. 1922. Über die Wirkung ähnlicher Ströme auf den Muskel s. P. LIEBESNY: Wien. med. Wochenschr. 1914, S. 1450.

³⁾ Die Erscheinungen erinnern an das Zustandsbild der akuten Gehirnkongestion bei jungen Hunden (vgl. F. HUMMELET: Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1927, S. 735), sind daher vielleicht zum Teil durch Hyperämie oder akute Hirnschwellung bedingt (s. die später beschriebenen Befunde von JACOBI und MAGNUS); zum Teil beruhen sie vermutlich auf unmittelbarer Reizung bestimmter Hirnbezirke, wie besonders aus Befunden von HESS (Ber. ges. Physiol. Bd. 42, S. 554. 1928) hervorgeht, der durch lokale Reizung der Stammganglien mit ausreichend starken Sinus- oder pulsierenden Gleichströmen bei Katzen die Zeichen lebhafter Angriffslust wachrufen konnte.

gültig und lichtscheu, zeigt unregelmäßige Herztätigkeit und auffallende Verlangsamung der Atmung; es äußert Furcht bei Wiederholung [LEDUC¹⁾].

Beim Frosch ist nach TSCHAGOWETZ zur Einleitung der Narkose etwa 1 mA, zur Fortführung etwa 0,1 mA erforderlich. Während des Schlafes ist die Reflexerregbarkeit beim Frosch außerordentlich erhöht (wie bei Strychninvergiftung), besonders zu Beginn und bei Strömen, die sich der Krampfschwelle nähern. (Vielleicht beruht auch beim Frosch die Reflexsteigerung auf der Verlängerung der Stromschlußdauer bei diesen Versuchen im Vergleich zum optimalen LEDUCschen Strom.) Durch Abtragung der Hemisphären und der Sehhügel wird die gesteigerte Reflexerregbarkeit nicht vermindert; erst bei Wegnahme der Md. oblongata und eines Teiles des Rückenmarks wird die Dauer der Reflexkrämpfe verkürzt²⁾. Konstanter Strom wirkt ähnlich, aber schwächer; über die erforderliche Intensität macht TSCHAGOWETZ keine Angaben.

Besonders bei Kaltblütern niederer Entwicklungsstufe wirkt der konstante Gleichstrom, den beim Warmblüter nur TSCHAGOWETZ narkotisierend fand, und ebenfalls der Sinusstrom, der den Warmblüter nach LEDUC nicht einschläfert, in ähnlicher Weise wie der intermittierende Gleichstrom.

Kaulquappen werden nämlich sowohl durch *Gleichstrom* wie durch *sinusoidalen Wechselstrom* zunächst unempfindlich und bei Steigerung der Stromdichte bewegungslos. Wird der Wechselstrom allmählich verstärkt, so suchen die Kaulquappen sich quer zu den Stromlinien zu legen, bei plötzlichem Einschalten der vollen betäubenden Stromstärke geraten die Tiere nach kurzer Erregung in jeder Lage in Narkose, aus der sie erst geraume Zeit nach Öffnen erwachen [SCHEMINZKY³⁾].

Froschlarven und Fischembryonen [HERMANN⁴⁾] sowie Fische [BLASIUS u. SCHWEIZER⁵⁾] werden durch konstanten galvanischen Strom, der im Zentralnervensystem absteigend fließt, beruhigt, bei aufsteigender Richtung erregt. Aufsteigende Durchströmung (d. h. Kathode am Kopfende) ist z. B. beim Goldfisch [NAGEL⁶⁾] von Unruhe, Zittern, verstärkten Atembewegungen, Drehungen und Wendungen des Tieres begleitet, bis es sich in absteigender Richtung eingestellt hat — in diesem Augenblick tritt Beruhigung ein; bei Schließung eines ausreichenden absteigenden Stromes (d. h. Anode am Kopfende) erfolgt gewöhnlich keine heftige Initialerregung, bei Einschleichen in dieser Stellung vollzieht sich der Übergang in den Betäubungszustand ohne jede Reizerscheinung: der Fisch verhält sich ruhig, verdreht die Augen und sinkt auf die Seite. Nach allmählichem Abschalten verharret das Tier regungslos, reagiert aber auf geringste Reize mit Reflexbewegungen und Erwachen.

¹⁾ LEDUC, St.: Arch. d'électr. méd. Nr. 151. 1908. — Vgl. auch GOUIN: Ann. d'électro-biol. Bd. 7, S. 37, 147, 289. 1904.

²⁾ Nach SAMAJA besitzt das Rückenmark des Frosches im Gegensatz zu den Warmblütern ein klonisches Krampfzentrum (vgl. oben). Nach RANKE soll jedoch galvanische Längsdurchströmung des Rückenmarkes Reflexe und Strychninkrämpfe hemmen (zitiert nach ROOS auf S. 979).

³⁾ SCHEMINZKY: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 200. 1924. Dasselbst Literatur. Beim Frosch sah SCHEMINZKY Muskelruhe und aktive Beweglichkeit, wenn er quer zu den Wechselstromlinien lag, allgemeinen Tetanus mit Streckkrämpfen bei Schräg- oder Längslage; doch suchte das Tier die Querlage nicht auf und behielt sie auch nicht bei. Auch im Gleichstrom findet der Frosch die Ruhelage höchstens per exclusionem (EWALD zit. nach NAGEL). Über die Wechselstromeinstellung von Ciliaten vgl. FERD. u. FRIEDERIKE SCHEMINZKY: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 213, S. 112. 1926 sowie G. HAUSMANN: Biologia generalis Bd. 3, S. 463. 1927.

⁴⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 37, S. 457. 1885; Bd. 39, S. 414. 1886.

⁵⁾ BLASIUS u. SCHWEIZER: Ebenda Bd. 53, S. 493. 1893.

⁶⁾ NAGEL, W. A.: Ebenda Bd. 59, S. 603. 1895.

Gastropoden, Crustaceen und Insekten scheinen durch konstanten Gleichstrom nicht in Elektronarkose versetzt zu werden. Unter den Anneliden fehlt sie bei Regenwurm und Blutegel, ist aber bei *Tubifex rivulorum* — besonders an Teilstücken — vorhanden (allerdings nicht regelmäßig), und zwar bei aufsteigendem Strom¹⁾ (NAGEL).

Fische werden, wie ENGELN²⁾ und SCHEMINZKY zeigten, ebenfalls durch den LEDUCschen Strom betäubt. Steigert man die Stromstärke allmählich, so verfallen die Tiere der Reihe nach in Erregung, Analgesie, Narkose, Atemstillstand. Bevor die Narkose eintritt, legen sich die Fische parallel den Stromlinien mit dem Kopf zur Anode. Je mehr die Stromflußdauer in der einzelnen Periode verlängert wird, um so stärkere Ströme werden gebraucht. Auch noch mit 10 Perioden pro Sekunde trat Schlaf ein. Der konstante galvanische Strom bewirkt nach SCHEMINZKY bei einschleichender Zufuhr dieselbe Erscheinungsfolge einschließlich Galvanotaxis; wenn die Tiere sich in Narkose befinden, reagieren sie nicht mehr auf die Richtung des Stroms. Bei derselben Fischart (*Phoxinus laevis*) muß der konstante Strom 10—20mal stärker sein als der intermittierende (LEDUCsche) Strom von 50 Perioden (auf die tatsächliche Intensität der einzelnen Schließung bezogen). Nach dem Ausschalten bewegen sich die Tiere entweder sofort, bleiben aber noch eine Weile unempfindlich, oder sie verharren in der Narkosestellung (Seitenlage), bis sie durch eine Berührung geweckt werden; zuweilen bleiben aber Unempfindlichkeit und Unbeweglichkeit in abnehmendem Grade bis zu einer halben Stunde bestehen.

Die Narkose mit Sinusstrom, der ebenfalls in höheren Intensitäten benötigt wird als der LEDUCsche Strom, scheint dadurch ausgezeichnet, daß die Fische bei Einschleichen schon auf die Seite sinken, bevor die Erregbarkeit geschwunden ist; während des Erregungsstadiums suchen sie unter lebhaften Schwimmbewegungen die Querlage zu den Stromlinien auf, in der sie zur Ruhe kommen und der sie, wenn man sie in Längslage bringt, eilends wieder zustreben. Erst in tiefer Narkose fällt die Orientierung zu den Stromlinien fort. Gleichzeitig besteht eine tetanische Streckcontractur des Körpers und Atemstillstand. Nach Ausschalten bilden sich alle Erscheinungen allmählich zurück, nach 1½ Stunden sind die Fische vollkommen erholt und reaktionsfähig. Die Stromempfindlichkeit der Fische nimmt mit ihrer Größe zu, und zwar sowohl bei Individuen einer Art als auch bei Vertretern verschiedener Arten; Embryonen sind jedoch trotz ihrer Kleinheit außerordentlich hinfällig.

LEDUC verglich den Schlafzustand mit der chemischen Narkose, ohne die *Wirkungsweise des intermittierenden Stroms* zu präzisieren. TSCHERMAK³⁾ erwägt die Erregung eines cerebralen, hemmend wirkenden Mechanismus (sog. Schlafzentrum). Gegen diese Auffassung spricht jedoch die Anästhesie durch intermittierende Reizung peripherer sensibler Nerven, sowie die Möglichkeit der Reflexdämpfung im durchströmten Rückenmark. Bemerkenswert ist aber, daß HESS⁴⁾ durch umschriebene Applikation von schwachem pulsierendem Gleich- oder Sinusstrom im paraventriculären Gebiet des Hirnstammes von Katzen eine schlafartige Dämpfung der Aktivität der Tiere herbeizuführen vermochte, während — wie erwähnt — starke Ströme einen Erregungszustand erzeugten. Nach WERTHEIM-SALOMONSON⁵⁾ handelt es sich um Ermüdungs- oder Lähmungs-

¹⁾ Zu dieser Umkehr vgl. die früheren Ausführungen auf S. 933; ferner besonders A. R. MOORE: Proc. of the soc. of exp. biol. a. med. Bd. 23, S. 341. 1926.

²⁾ ENGELN: Dtsch. med. Wochenschr. Jg. 38, S. 1558. 1912.

³⁾ TSCHERMAK, A. v.: Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 4, S. 53. 1909.

⁴⁾ HESS, W. R.: Ber. über die ges. Physiologie Bd. 42, S. 554. 1928.

⁵⁾ WERTHEIM-SALOMONSON: Zitiert nach Roos auf S. 979.

erscheinungen, die auf einer *Übererregung* der nervösen Apparate durch den Strom beruhen. In ähnlicher Weise sieht TSCHAGOWETZ in der elektrischen Betäubung einen *parabiotischen* (WEDENSKY) Zustand. Auch v. NEERGARD vermutet eine Reizung, deren Frequenz dem Optimum der natürlichen Frequenz nahe komme, während die Fließdauer etwa der Anstiegsdauer des Nervenaktionsstromes entspreche — so erfolge gleichsam eine *Interferenz der Reize* mit den natürlichen Erregungen. BORUTTAU¹⁾ denkt an die Mitwirkung *anelektrotonischer* Hemmung (besonders bei der peripheren Anästhesie). Schon BLASIUS und SCHWEIZER hatten angenommen, daß die Hemmung auf Anelektrotonus bestimmter Hirnteile beruhe — doch wurde diese Erklärung von HERMANN und MATTHIAS²⁾ abgelehnt, und die inzwischen gesammelten Erfahrungen sprechen nicht für die uneingeschränkte Anelektrotonushypothese. SCHEMINZKY, der, wie früher dargelegt, im Anschluß an ROUX zeigen konnte, daß Fischeier unter dem Einfluß von Gleichstrom und rascher noch auf Wechselstrom Salze an die Umgebung verlieren, vermutete in dieser *Änderung der Membrandurchlässigkeit* das Tertium comparationis zur chemischen Narkose.

Immerhin beobachtete schon ROOS gewisse Abweichungen von der pharmakologischen Betäubung, und DOUSSAIN³⁾ fand, daß im Gegensatz zu dieser die Elektronarkose den anaphylaktischen Schock weder verhindert noch abschwächt. Die Annahme SCHEMINZKYS wird aber durch Beobachtungen von JACOBI und MAGNUS⁴⁾ gestützt, die — allerdings besonders bei starken Strömen (1–40 mA) — neben einem Ödem der Pia, das sie vorwiegend auf venöse Stauung zurückführen, vermehrte Flüssigkeitsabsonderung auch im gefäßlosen Bereich fanden; diese ist so erheblich, daß die Dura vorgewölbt wird und auf der harten Hirnhaut Lymphspalten und -gefäße zur Beförderung des überproduzierten Sekrets sich öffnen (in den Blutbahnen selbst erst agonale Veränderungen). Im Sinne HÖBERS⁵⁾ würde also eine übermäßige Auflockerung der Grenzschichten durch die Reizung erfolgen, die eine weitere Permeabilitätsschwankung, die zur normalen Erregung gehört, ebenso verhindert wie die Zudeckung der Membranen mit einer Haut von Narkoticum. Die besondere Überlegenheit des LEDUCSchen Stroms ist allerdings durch diese allgemeine Deutung nicht erklärt⁶⁾; dagegen wird ein Verständnis angebahnt, wenn man mit HESS annimmt, daß die Bestandteile des sog. cerebros spinalen und des vegetativen Systems für diese Stromform nur geringe Empfindlichkeitsunterschiede aufweisen, während sie auf steil und rasch verlaufende Reizimpulse nicht gleichmäßig ansprechen.

3. Induktionsströme.

Die einzige systematische Untersuchung der Schädigung des Tierkörpers durch Induktionsströme stammt von BATTELLI⁷⁾. Er beschränkt sich auf Induktoren verschiedener Größe ohne Berücksichtigung sonstiger physikalischer Daten, in denen die Apparate untereinander erheblich abzuweichen pflegen,

¹⁾ BORUTTAU, H.: in Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 470.

²⁾ HERMANN, L. u. FR. MATTHIAS: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 57, S. 391.

³⁾ DOUSSAIN, CH.: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 88, S. 154. 1923.

⁴⁾ JACOBI, W. u. G. MAGNUS: Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiat. Bd. 98, S. 708. 1925.

⁵⁾ HÖBER, R.: Klin. Wochenschr. Jg. 4, S. 1337. 1925.

⁶⁾ Übrigens behauptet ARAYA, schon im Jahre 1878 mit Induktionsströmen allgemeine Narkose und lokale Anästhesie erzeugt zu haben (ARAYA, R., L. LIVET u. E. PIERRON: Evolution thér. méd.-chir. Jg. 7, S. 367. 1926; zit. nach Ref. in der Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 33, S. 162. 1927).

⁷⁾ BATTELLI, F.: Journ. de physiol. et de pathol. gen. Bd. 4, S. 12. 1902.

und benutzte 1. eine große Spule von 45 cm Funkenlänge mit 12 großen Akkumulatoren im Primärkreis und bis zu 20 Unterbrechungen pro Sekunde; 2. eine mittlere Spule von 15 cm Funkenlänge mit 12 großen Akkumulatoren im Primärkreis (mit oder ohne Kondensator) und durchschnittlich 15 Unterbrechungen pro Sekunde; 3. eine kleine Spule in Gestalt eines Schlittenapparates nach DU BOIS-REYMOND (Länge der Spirale 14 cm, in einzelnen Versuchen auch kleiner mit prinzipiell gleichem Ergebnis), sekundäre Rolle ganz übergeschoben, im Primärkreis 5–20 Bunsenelemente, Unterbrechungszahl 5–21 pro Sekunde.

Der *sekundäre Strom* der großen Spirale wird von Hunden lange Zeit ohne Schaden vertragen. Bei Längsdurchströmung (Kopf—Hinterbeine) erfolgt Tetanus aller Muskeln und Atemstillstand, der Blutdruck steigt an, die Herz-tätigkeit ist beschleunigt und wird nur ausnahmsweise durch Flimmern gelähmt. Nach Öffnen des Stromes erschlaffen die Muskeln, und die Atmung beginnt, Krampferscheinungen fehlen. Bei künstlicher Beatmung des Tieres kann die Durchströmung 20 Minuten dauern, ohne das Tier zu töten; andernfalls stirbt es in etwa 20 Minuten an Erstickung. Die Kürze der Erstickungszeit ist vermutlich nicht durch eine Lähmung des respiratorischen Zentrums, sondern durch die auf dem Tetanus beruhende Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs bedingt. Die *Ungefährlichkeit* des Induktionsstromes, vor allem auch für das Herz, basiert auf seiner *geringen Intensität*: wird nämlich eine Elektrode an das freigelegte Herz gebracht, so entsteht anhaltendes Kammerflimmern¹). Dementsprechend erleiden auch kleinere Tiere (Meerscheinechen, Ratte), in denen der Strom bei gewöhnlicher Applikation größere Dichte besitzt, schwere Störungen sowohl des Herzens (Kammerflimmern) als auch des Nervensystems (Krämpfe mit Atemstillstand) und sterben, wenn die Faradisation eine Minute fortgesetzt wird. Dieselben Erscheinungen macht der Induktionsstrom der mittelgroßen Rolle. Wesentlich gefährlicher erweist sich der *Extrastrom* dieser Rollen, besonders bei kondensatorführenden Induktorien — in Übereinstimmung mit früheren Angaben D'ARSONVALS²): auch Hunde (noch leichter selbstverständlich kleinere Tiere) verfallen in tonisch-klonische Krämpfe mit vorübergehendem Atemstillstand und bekommen bei Steigerung der Stromstärke tödliches Kammerflimmern, wenn das Herz in der Strombahn liegt.

Die Induktionsströme der Sekundärspirale und die Extrastrome eines Schlittenapparates können ebenfalls bei den genannten Tieren zunächst Konvulsionen, aber auch Herzstillstand im Kammerflimmern erzeugen, wenn Stromstärke und Unterbrechungszahl genügende Höhe erreichen. Die Sekundärströme der kleinen Spulen sind also gefährlicher als die der großen Rollen — vermutlich infolge ihrer höheren Intensität — und auch wirksamer als die Extrastrome der kleinen Apparate.

Die Gefährdung des Menschen durch die von den üblichen Induktionsrollen gelieferten Ströme ist wegen ihrer relativ niedrigen Intensität gering und nur unter besonderen Umständen vorhanden, die anscheinend bisher nie verwirklicht waren. Jedenfalls wurden nur vorübergehende Störungen beschrieben.

Neuerdings hat RICHET³) den Einfluß von Induktionsströmen (70 Unterbrechungen in der Sekunde, 4 Volt im primären Kreis) auf verschiedene Fisch-

¹) Nach PALTAUF werden Kaninchen und Hunde durch Faradisation des Herzens schon nach wenigen Induktionsschlägen getötet, wenn bei uneröffnetem Thorax 2 Elektrodennadeln durch die linke Lunge ins Herz gestochen werden. Die zwischen den Nadeln gelegenen Bezirke des Lungengewebes sind sehr feucht und blutreich, vermutlich infolge hochgradiger Gefäßblähmung (zitiert nach ST. JELLINEK: Elektropathologie, S. 29. Stuttgart 1903).

²) D'ARSONVAL: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 104, S. 978. 1887.

³) RICHET, CH.: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 184, S. 1100. 1927.

arten untersucht. Die Tiere wurden zur Elektrisation aus dem Wasser genommen, der eine Pol ins Maul, der andere in den After eingeführt. Bei vergleichenden Versuchen ist — wie schon von Säugern erwähnt — der eventuelle Unterschied der Stromdichte zu berücksichtigen. So kann ein kleinerer Fisch nach einer Reihe von Sekunden tot sein, während ein größerer derselben Art eine Faradisation von doppelter Dauer überlebt. Manche Fische, besonders solche unter 20 g Gewicht, sterben in wenigen Sekunden, aber auch solche bis zu 300 g gehen mitunter rasch zugrunde. Die Todesursache ist nicht ein Herzstillstand, sondern eine Lähmung des Zentralnervensystems, besonders des Atemzentrums. Häufig bleibt das Leben trotz langem Atemstillstand erhalten, indem zunächst schwache Bewegungen der Kiemendeckel einsetzen, die allmählich in die normale Atmung übergehen: das Tier ist gerettet und gelangt ziemlich bald in den Besitz seiner muskulären und nervösen Funktionen; am längsten dauern die Gleichgewichtsstörungen. Bei *Serranus* beobachtet man nach der Faradisation ein contracturartiges Offenstehen der Kiemendeckel; trotz der mangelhaften Atmung sind häufig alle Reflexe erhalten. Einzelne Fischarten weisen eine sehr verschiedene Empfindlichkeit auf: *Scyllium catulus* (180 g) überlebte eine 540 Sekunden dauernde Faradisation, während *Box salpa* (280 g) nach 40 Sekunden verendete; von 2 gleichschweren Exemplaren (85 g) starb das eine (*Sargus vulgaris*) nach 23 Sekunden, das andere (*Tinca vulgaris*) überstand eine 210 Sekunden anhaltende Elektrisation. Diese Unterschiede sind nach RICHET durch die — im Gegensatz zu den Vögeln und Säugern — sehr verschiedene Empfindlichkeit des zentralen Nervensystems bei den Fischen, besonders gegen Erstickung, erklärlich (die Differenzen betragen mindestens 1:20). Vielleicht spielt aber auch eine verschiedene Leitfähigkeit der Gewebe einzelner Fischarten eine Rolle (z. B. sind die empfindlichen Arten *Sargus* und *Serranus* Seefische, während die unempfindliche *Tinca* im Süßwasser lebt). Die Empfindlichkeit ist bei gleichschweren Fischen derselben Art um so größer, je höher die Temperatur ist, und zwar sowohl bei Süßwasserfischen (*Tinca* vulg.) als auch bei Seefischen (*Serranus cabrilla*). Aus dem rascheren Eintritt des elektrischen Todes bei höherer Temperatur macht RICHET den hypothetischen Schluß, daß die elektrische Lähmung der Nervenzellen eher chemisch als physikalisch bedingt ist.

4. Kondensatorentladungen (Blitzschlag).

Sehr kurzdauernde Einwirkungen von ziemlich erheblicher elektrischer Energie können erhalten werden, wenn man Kondensatoren genügender Kapazität durch ein Objekt von geringem Widerstand entlädt¹⁾. Nachdem schon TROOST-WYK und KRAYENHOFF gegen Ausgang des 18. Jahrhunderts beobachtet hatten, daß die Entladung von Leydener Flaschen Tiere besonders gefährdet, wenn die höheren Nervenzentren getroffen werden, unterschied D'ARSONVAL²⁾ zwei Ursachen des Todes durch derartige Entladungsschläge: wird dem verlängerten Mark ein Schlag einer Energie von etwa 30 Joule zugeführt, so entsteht eine deletäre mechanische Verletzung; aber auch weniger heftige Schläge können den Tod herbeiführen, indem sie Atmung und Herztätigkeit, angeblich auch den Stoffwechsel hemmen. Bereits DECHAMBRE hatte eine Anzahl messender Versuche vorgenommen, aber erst PREVOST und BATTELLI³⁾ brachten eine nähere Aufklärung der physikalischen Beziehungen und des physiologischen Geschehens.

¹⁾ Vgl. F. BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 503. Dasselbst auch geschichtliche Daten.

²⁾ D'ARSONVAL: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1887, S. 95.

³⁾ PREVOST u. BATTELLI: Jour. de physiol. et pathol. gén. 1899, S. 1885 u. 1114; 1900, S. 40.

Nach PREVOST und BATTELLI ist die *tödliche Wirkung* nicht von der Elektrizitätsmenge Q , sondern von der *Energie W der Entladung* abhängig, d. h. innerhalb gewisser Grenzen — wenn nämlich die Dauer der Entladung nicht übermäßig geändert wird — können Spannung und Kapazität des Kondensators variiert werden, vorausgesetzt, daß die Energie gleichbleibt ($Q = C \cdot V$; $W = \frac{1}{2} CV^2$). Wesentlich ist die *Dauer der Entladung*. Wird nämlich der Widerstand im Kreise erhöht, die Entladung also ohne Änderung der Energie verlangsamt, so ist die Wirkung auf den Organismus je nach der Größe des Widerstandes herabgesetzt. Die Richtung des Potentialgefälles ist gleichgültig, dagegen ist die Wirkung auf das einzelne Organ und somit die Rückwirkung auf den Gesamtorganismus auch eine Funktion der Stromdichte. Zu vergleichenden Versuchen ist daher das Einhalten derselben Elektrodenlage geboten. Unter gleichartigen Umständen nehmen die Allgemeinsymptome mit der Energie zu — die absoluten Werte wechseln selbstverständlich mit Gattung und Größe des Versuchsobjektes. Liegen die Elektroden in Maul und Mastdarm, so sind nach BATTELLI folgende Etappen zu unterscheiden:

1. Stadium: Allgemeine Muskelkontraktionen.
2. Stadium: Klonische Krämpfe, Schädigung des Atemzentrums (rasche Erholung).
3. Stadium: Tonische Krämpfe, schnell vorübergehender Atemstillstand; Herztätigkeit ungestört.
4. Stadium: Allgemeine Hemmung des Nervensystems (keine Krämpfe). Verlust der Reflexe. Vollständiger Atemstillstand. Herzkammern schlagen, Vorhöfe meist unbeweglich.

5. Stadium: Vollständiger Herzstillstand (kein Flimmern). Glatte Muskulatur (Darm) unerregbar (quergestreifte Muskeln und motorische Nerven erregbar).

Die bei einmaliger Entladung zur Erzeugung der ersten vier Stadien erforderliche Energie bei 2 kg schweren Kaninchen zeigt die nachstehende Übersicht:

Energie in Joule	Atmung	Krämpfe	Reflexe	Bemerkungen
7	normal	fehlen*)	normal	*) Nur allgemeine Muskelkontraktion
17	Tachypnoe	klonische	normal	
25	Dyspnoe	tonische	etwas schwächer	**) Herz schlägt kräftig; Wiederbelebung durch künstliche Atmung mögl.
55	oberflächlich**)	schwache klonische	schwach	
95	Stillstand	fehlen	aufgehoben	

Bei kleineren Tieren (Meerschweinchen) genügen geringere Energien zur vollständigen *Atemlähmung*; junge Tiere sind empfindlicher als erwachsene¹⁾. Bei Hunden mittlerer Größe bewirken auch einige rasch wiederholte Entladungen von 100 Joule nur eine Atemhemmung für eine Minute, nicht aber definitive Atemlähmung, wenn der Strom durch Maul und Mastdarm eintritt; wird der Schlag zur Erreichung höherer Dichte im nervösen Zentralorgan in der Gegend des Atlantooccipitalgelenks und vom Rectum zugeleitet, so erzielt eine einmalige Entladung von 40 Joule tonische Krämpfe für einige Sekunden, eine solche von 100 Joule endgültigen Atemstillstand. Da das Zwerchfell wie die übrige quergestreifte Muskulatur direkt und indirekt erregbar bleibt, ist der Atemstillstand zentraler Herkunft. Wird das Tier durch künstliche Atmung am Leben erhalten, so gehen die Lähmungserscheinungen allmählich zurück.

¹⁾ Die Mitteilungen über die Empfindlichkeit der Kaltblüter sind widersprechend (PRIESTLEY; FONTANA: zitiert nach BATTELLI); neuere Untersuchungen scheinen nicht vorzuliegen.

Auch die *Blutdruckkurve* spiegelt, je nach der angewandten Energie, die Erregung oder Lähmung der Oblongatazentren. Schwache Entladungen zeitigen beim Kaninchen (Elektroden Maul—Mastdarm) eine vorübergehende Senkung mit anschließender, länger anhaltender Steigerung. Die Senkung beruht vermutlich auf zentraler Vaguserregung, die Steigerung auf Erregung des Vasomotorenzentrums. Bei starker Entladung entsteht eine sofortige Zunahme des Blutdrucks; wenn die Entladung zum Atemstillstand führte, folgt auf den initialen Anstieg infolge der Asphyxie ein Abfall bis zur Abszisse, leitet man aber künstliche Atmung ein, so bleibt der Blutdruck hoch. Werden mehrere starke Entladungen durch ein künstlich ventiliertes Tier geschickt, so nimmt die Kraft der Herzschläge ab, das Herz läuft infolge Vasomotorenlähmung leer, und der Blutdruck sinkt langsam auf Null. Bei Hunden klettert der Blutdruck unter diesen Umständen zunächst mit jeder Entladung stufenweise an, um plötzlich von der Höhe abzusinken, und zwar durch Einsetzen von Kammerflimmern.

Das *Herz* zeigt nämlich sowohl wenn man die Entladung das ganze Tier passieren läßt als auch wenn man die eine Elektrode direkt auf die Vorderfläche des Herzens aufsetzt, bei stufenweiser Verstärkung eine bestimmte Reihenfolge von Erscheinungen (natürlich muß die Energie mit Rücksicht auf die Stromdichte im ersten Fall größer sein als im zweiten): Stillstand der Vorhöfe in Diastole, Schwächung der Kammerkontraktionen, Starre des Herzmuskels (entweder totale, namentlich des linken Ventrikels bei allgemeiner Anwendung oder besonders lokale bei direkter Applikation auf das bloßgelegte Herz). Diese Vorgänge sind bei Meerschweinchen, Kaninchen und Hund prinzipiell gleich. Unterschiede zeigen sich aber bei mehrfach innerhalb weniger Sekunden wiederholten Entladungen, indem der Hund im Gegensatz zu Kaninchen und Meerschwein regelmäßig Herzflimmern bekommt, das spontan nicht zu geordneten Schlägen zurückkehrt. Durch eine mäßig kräftige (25 Joule), dem Herzen unmittelbar verabfolgte Entladung sind die fibrillären Zuckungen zum Stehen zu bringen; alsbald setzt der normale Rhythmus wieder ein. Die von der Entladung getroffene Stelle des Herzmuskels ist eine Zeitlang unerregbar (für Induktionsströme); an starren Abschnitten ist auch die Leitfähigkeit für Erregungen geschwunden.

Die *querdurchstreiften Muskeln* werden in ähnlicher Weise verändert¹⁾. Bei ausreichender Dichte (Applikation auf den freigelegten Muskel) entsteht zunächst im Bereich der Elektrode, bei heftigeren Entladungen im ganzen Muskel eine Minuten bis über eine Stunde währende Unerregbarkeit, sogar die Muskeln einer ganzen Extremität können die Reaktionsfähigkeit auf starke faradische Reize verlieren. Dieser Zustand ist mit einer eigenartigen, in Form einer schnellen Verkürzung einsetzenden Starre verknüpft, die aber in situ vorübergeht, und zwar um so rascher, je schwächer die Entladung war²⁾. Durch die starren Bezirke können auch die natürlichen Impulse nicht passieren. Wie erwähnt, kann die glatte Muskulatur ebenfalls gelähmt werden.

Entladung in der Nähe von *Nervenstämmen* bewirkt Verminderung der Erregbarkeit oder zeitweilige Lähmung, und zwar sowohl der motorischen wie der sensibeln Fasern; auch die sensibeln Nervenendigungen werden durch Behandlung der Haut mit energischen Entladungen außer Funktion gesetzt [NOTHNAGEL³⁾]. Am Sympathicus hat DECHAMBRE⁴⁾ initiale Erregung (Pupillen-

¹⁾ STERN, L. u. F. BATTELLI: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 5. 1922.

²⁾ Während der Contractur erfolgt keine Zunahme der Milchsäuremenge (STERN u. BATTELLI).

³⁾ NOTHNAGEL: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 80, S. 327. 1880.

⁴⁾ Zitiert nach F. BATTELLI: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 512.

verengung und Kontraktion der Ohrgefäße beim Kaninchen) beobachtet, an die sich paretische Erscheinungen (Mydriasis und Vasodilatation) anschlossen.

Wird das *Auge* selbst elektrischen Entladungen ausgesetzt, so zeigt sich zunächst Pupillenverengung mit Anämie der Iris, nach mehreren Stunden diffuse Hornhauttrübung mit Hyperämie der Iris und des Ciliarkörpers, gleichzeitig leichte Linsentrübung — möglicherweise auf Zerstörung der Zellmembran durch den Strom¹⁾ beruhend.

Eine Durchlöcherung der Grenzsichten bedingt auch das Lackfarbenwerden des *Blutes* unter dem Einfluß von Entladungen [ROLLET²⁾]. Beim Versuch in vitro schrumpfen die roten Blutscheiben anfänglich und lassen schließlich den Farbstoff aus dem Stroma austreten. Dabei addiert sich die Wirkung der aufeinanderfolgenden Entladungen und nimmt proportional der Dichte des Stromes zu; die verschiedenen Blutarten besitzen aber eine ungleiche Resistenz. Um eine Folge von Erregungsvorgängen kann es sich nicht handeln, da monatelang aufbewahrte Erythrocyten sich in derselben Weise verhalten. ROLLET glaubte Erwärmung durch den Strom ausschließen zu können, und LÖHNER³⁾ verteidigt diese Ansicht wenigstens für gewisse Veränderungen (Auftreten sog. Glockenformen), während HERMANN⁴⁾, der dieselbe Hämolyse mit Induktionsschlägen erhielt, zur Annahme einer Hitzeschädigung neigte. Ähnlich wie beim Fleisch-Effekt hält CREMER⁵⁾ auch in diesem Falle einen Thermoeffekt des Stromes nicht für ausgeschlossen, da eine ausreichende Erwärmung in einer schlecht leitenden dünnen Oberflächenschicht zustande kommen könne. Daß die Widerstandsverhältnisse eine Rolle spielen, ergibt sich auch aus den Versuchen LÖHNERS. Selbst eine Fünkchenbildung im Innern der Blutkörperchen erscheint CREMER möglich.

Wie BATTELLI⁶⁾ ausführt, kann aber im Tierkörper bei einer Entladungsenergie, die hinreicht, eine ausgedehnte Muskelstarre zu machen, keine merkliche Hämolyse eintreten, da diese wesentlich größere Energien erfordert, wenn eine Blutsäule von einigen Zentimeter Inhalt zersetzt werden soll. Auch bei starken, das Tier treffenden Entladungen wird daher das Blut in den Gefäßen nicht lackfarben werden; es tritt keine Hämaturie ein. Eine Auflösung der roten Blutzellen gehört also nicht zu den Ursachen des Todes durch elektrischen Schlag.

Der *Leichenbefund* ist häufig ohne bemerkenswertes Ergebnis. Zuweilen, besonders bei kleineren Tieren, finden sich Zirkulationsstörungen in der Lunge (Stauung, Ödem, Blutaustritte). Bei jungen, durch Entladung unter sofortigem Atemstillstand getöteten Meerschweinchen fand BATTELLI⁷⁾ an Hirn und Rückenmark nur geringfügige Zellveränderungen derselben Art und Ausdehnung wie bei Tieren, die durch Entbluten verendet waren.

Es handelt sich folglich bei einmaliger Entladung hauptsächlich um eine *funktionelle Läsion der Nervenzentren*, die häufig durch künstliche Atmung zu beheben ist. Gesellen sich Herzstörungen in Form des Kammerflimmerns hinzu, wie es besonders beim Hunde nach mehrfachen Schlägen einsetzen und ununterbrochen anhalten kann, so ist das Tier verloren, wenn es nicht gelingt, eine ko-

¹⁾ HESS: Münch. med. Wochenschr. 1889, S. 102. — KIRIBUCHI: Arch. f. Ophthalm. Bd. 50, S. 1. 1900.

²⁾ ROLLET, A.: Hermanns Handb. d. Physiol. Bd. 4, 1. Teil, S. 15 u. 40; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 82, S. 119. 1900.

³⁾ LÖHNER, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 120, S. 193. 1907.

⁴⁾ HERMANN, L.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 91, S. 164. 1902. — Vgl. auch NEUMANN: Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1865, S. 682.

⁵⁾ CREMER, M.: Zeitschr. f. Biol. Bd. 46, S. 101. 1904.

⁶⁾ BATTELLI, F.: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 518.

⁷⁾ BATTELLI, F.: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 519.

ordinierte Rhythmik herzustellen. Kleinere Tiere erliegen gelegentlich einem akuten Lungenödem (auch an der Lunge toter junger Meerschweinchen soll eine Entladung die Elastizität vermindern. BATTELLI).

Für den Menschen sind Entladungen von 100 Joule auch bei Wiederholung unschädlich, werden aber bei genügender Dichte, wie z. B. in den Armen, von heftigen Schmerzen begleitet, die in geringem Maße einige Stunden anhalten. Durch große Entladungsenergie wird aber der Mensch gefährdet, wie das Natur-experiment des *Blitzschlages* beweist. Die Energie des Blitzes schätzt BATTELLI¹⁾ auf etwa 5000 Joule, sie dürfte aber unter Umständen diesen Wert erheblich übertreffen. Seine Dauer ist äußerst gering [$\frac{1}{100000}$ Sekunde und weniger²⁾]. Bei solcher kurzen Fließzeit gelangt die Selbstinduktion und die durch sie entstehende scheinbare Zunahme des Widerstandes zu erhöhter Geltung, so daß der Blitz gegebenenfalls einen guten Leiter verläßt und in einen schlechten übergeht. Gewöhnlich wird das lebende Objekt nicht von der Hauptentladung, sondern von den abgeschwächten Nebentladungen getroffen. Wahrscheinlich ist der Blitz nicht tödlich, wenn der Schlag in mehr als 30 cm Entfernung niederfährt, sondern nur aus unmittelbarer Nähe. Man muß annehmen, daß die Wirkung des Blitzschlages von denselben Faktoren abhängt wie der Tierversuch: Dauer und Energie der Entladung, Stromdichte, zumal in den lebenswichtigen Organen. Blitzschläge, die den Kopf treffen, sollen die gefährlichsten sein, während ein Schlag lediglich durch die Glieder fast nie tödlich ist. Hinsichtlich der individuellen Disposition sei auf die früheren Ausführungen verwiesen.

Nach den Erhebungen von SESTIER³⁾ erfolgt der Tod in der überwiegenden Zahl der Fälle augenblicklich, nur zuweilen später durch Nebenverletzungen und Folgeerscheinungen. Selten tritt der Tod erst Stunden nach dem Erwachen ohne merkliche Verletzungen oder durch Stocken der nach dem Schlag bestehenden schwachen Atmung ein. Bei Atemlähmung und schlagendem Herzen vermag künstliche Respiration die Wiederbelebung herbeizuführen, ist daher in jedem Falle zu versuchen. Die Zahl der Todesopfer wird mit 20–40% beziffert, doch entgehen wohl viele Überlebende der Statistik. Die Zahl der Todesfälle durch Blitz beträgt durchschnittlich $24\frac{0}{100}$ ($16\frac{0}{100}$ – $37\frac{0}{100}$) der Unglückstodesfälle⁴⁾.

Die Reihenfolge der Schäden mit steigender Energie ähnelt vermutlich der des Tierversuchs: mechanische Erschütterung; Bewußtlosigkeit ohne Atemhemmung mit Spontanerholung; Atemlähmung bei erhaltener Herztätigkeit mit Wiederbelebbarkeit durch künstliche Atmung; Atemlähmung und Herzstörung. Als häufigste Todesursache ist die direkte Lähmung der Nervenzentren, speziell der zentralen Regulation der Atmung zu betrachten; gelegentlich mag diese Hemmung auf reflektorischem oder psychischem Wege erfolgen; in seltenen Fällen handelt es sich um schwere Verletzungen [BATTELLI⁵⁾].

Im einzelnen sind die kennzeichnenden *Verletzungen der Haut* zu nennen, die häufig in Gestalt der LICHTENBERGSchen Blitzfiguren auftreten und in Ery-

¹⁾ BATTELLI, F.: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 1, S. 525.

²⁾ Von anderen Autoren wird allerdings eine wesentlich längere Dauer des Linienblitzes angenommen ($\frac{1}{1000}$ Sekunde und mehr). Vgl. K. KÄHLER: Die Elektrizität der Gewitter. S. 81ff. Berlin 1924. Dasselbst S. 91 auch Angaben über Spannung und Stromstärke des Blitzes [40000 V pro cm eines starken Blitzes; ca. 6000–90000 (!) Amp]. Zahlreiche Angaben, auch statistischer Art, über Blitzgefahr usw. in dem gemeinverständlichen Buch von A. GÖCKEL: Das Gewitter. 3. Aufl. Berlin u. Bonn 1925.

³⁾ SESTIER: De la foudre. Paris 1866. (Zitiert nach BATTELLI: Diese Seite, Fußnote 1.)

⁴⁾ ZIEMKE, E.: Monatsschr. f. Unfallheilk. u. Versicherungsmed. Jg. 30, S. 107. 1923.

⁵⁾ BATTELLI, F.: Diese Seite, Fußnote 1. Vgl. besonders für die folgenden Ausführungen auch die Zusammenstellung dieses Autors in dem Artikel Fulguration in Richets Dictionnaire de physiol. Bd. 6, S. 859. — Vgl. auch ST. JELLINEK: Elektropathologie, S. 89ff. Stuttgart 1903.

themen, meist auf ziemlich flüchtiger Gefäßlähmung beruhend, in Blutaustritten, Verbrennungen, Abschürfungen usw. bestehen können.¹⁾ Daneben ereignen sich auch tiefere und umfangreichere Zerstörungen, doch kann jede äußere Spur bei schweren inneren Schädigungen und Todesfällen fehlen.

Der Bewußtseinsverlust kann Augenblicke bis Stunden, selten einen Tag oder länger dauern. Beim Erwachen beobachtet man mitunter konvulsivische Zuckungen, häufiger motorische, meist monoplegische *Lähmungen*, anscheinend peripherer Natur, da Blase und Mastdarm angeblich nie beteiligt sind; gewöhnlich sind die Beine, durch die der Blitz auszutreten pflegt, schwerer geschädigt. Die Wiederherstellung vollzieht sich meist in Tagen, selten erst nach Monaten. Zunächst verbleiben oft funktionelle Allgemeinstörungen, zuweilen auch psychogene Affektionen; der Zusammenhang mit späteren zentralnervösen Erkrankungen ist oft fraglich²⁾. Wenn das Bewußtsein nicht schwindet, wird der Blitzschlag als schmerzhafter Stoß mit Brennen usw. empfunden.

In solchen Fällen wird die *Atmung* nur durch ein Druckgefühl behindert, bei schwerem Insult ist sie nach dem Erwachen verlangsamt, unregelmäßig, stertorös. Es kann zu Hämorrhagien in Bronchien und Lungen, später zu Entzündungen kommen. Auch Blutungen aus Mund, Nase usw. sind beschrieben. Bei den durch den Schlag nicht Getöteten bzw. durch künstliche Atmung Wiederbelebten hat wahrscheinlich kein Herzflimmern, sondern höchstens ein Aussetzen der Kontraktionen infolge Vaguserregung bestanden. Ein manchmal mehrstündiger *Kollaps* beruht vermutlich auf zentraler Vasomotorenhemmung. Die peripheren Vasoparalysen der Haut sind schon erwähnt worden.

Beim Schlag gehen häufig Stuhl und Urin unfreiwillig ab. Späterhin können Schluckbeschwerden durch Spasmen der Schlundmuskulatur, Magenschmerzen, gehäuftes Erbrechen, Erschlaffung des Darms mit Meteorismus oder auch vermehrte Peristaltik mit dünnen Entleerungen auftreten. Auch Sekretionsanomalien der Niere sind beobachtet (selten Hämaturie). Die Schwangerschaft wird zuweilen unterbrochen (manchmal durch bloße Schreckwirkung des Donners!), in anderen Fällen werden die Früchte ohne Entwicklungsstörung ausgetragen³⁾.

Von den mannigfaltigen Schäden der *Sinnesorgane* seien genannt: die oberflächlichen und tieferen Verletzungen des Auges, die zu Hornhauttrübung, Katarakt, Zerreißen der Netz- und Aderhaut führen können, die Lähmungen der motorischen Augennerven und die Atrophie des N. opticus; die seltenen Trommelfellrisse, die zeitweiligen Ohrgeräusche und die meist vorübergehende Taubheit; die häufigen, einige Zeit nach dem Schlag bestehenden Geschmacksensationen.

Manchmal verharren die Getroffenen nach dem Tode in der vorher innegehaltenen Stellung. Als Ursache wurde ein plötzlicher Eintritt der *Leichenstarre* vermutet; wahrscheinlich handelt es sich aber um die aus dem Tierversuch bekannte Umwandlung der Muskelkolloide durch die Entladung⁴⁾. Sonst scheint die Totenstarre jedenfalls keine Besonderheiten zu bieten. Angeblich setzt die Fäulnis sehr rasch ein [das Fleisch durch Gleich- oder Wechselströme getöteter Tiere ist in seiner Haltbarkeit nach JELLINEK⁵⁾ nicht beeinträchtigt; auch vom Blitz

¹⁾ Vgl. A. HABERDA: Wien. klin. Wochenschr. 1891, Nr. 32.

²⁾ Vgl. WILLIGE: Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 48, S. 1132. 1911. — PANSE: Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 59, S. 323. 1925. — HERRMANN, G.: Med. Klinik Jg. 22, S. 248. 1926.

³⁾ JELLINEK, St.: Beitr. zur gerichtl. Med. Bd. 6, S. 29. S. 840.

⁴⁾ Vgl. L. STERN u. F. BATTELLI: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 5. 1922.

⁵⁾ JELLINEK, St.: Elektropathologie, S. 227. Stuttgart 1903. Über Blitzwirkung bei Tieren vgl. auch HAASE: Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1926, S. 840. — Ferner St. JELLINEK: Beitr. z. gerichtl. Med. Bd. 6, S. 29. 1924 (bei großen Haustieren Foeten durch Blitzschlag zuweilen in utero getötet).

tödlich getroffene und sofort entblutete Schafe hält er für genießbar. Übrigens können sich durch Blitzschlag betäubte Tiere ohne Zutun erholen].

Neben den geschilderten Verletzungen liefert die *Autopsie* einen wechselnden Befund, zumeist den der Erstickung: die Lungen sind oft hyperämisch, zuweilen ödematös; Weite und Füllung des Herzens schwanken; gelegentlich wurde Ruptur des Herzens beobachtet; das Blut ist dunkel und flüssig; Magen und Darm sind oft durch Gas aufgetrieben, Milz und Leber blutreich. Das Hirn und seine Häute sind häufig unverändert, ebenso das Rückenmark; zuweilen besteht eine Hyperämie der Pia, auch Ekchymosen der Hirnoberfläche wurden gefunden, vielleicht manchmal im Zusammenhang mit Verletzungen der äußeren Bedeckungen. JELLINEK¹⁾ hat mikroskopisch an verschiedenen Stellen des Zentralnervensystems mehr oder minder zahlreiche und ausgedehnte Zerreißen kleinster Gefäße und Blutergüsse in die nervöse Substanz, in einem Falle auch Veränderungen der Kerne der Ganglienzellen gesehen. Diese Hämorrhagien könnten ebenfalls auf einer Suffokation beruhen; die Zellveränderungen sind wohl nur als Nebenfund zu werten.

5. Statische Elektrizität.

Trotz der mehr als anderthalb Jahrhunderte alten ärztlichen Anwendung der Reibungselektrizität besitzen wir nur wenige leidlich gesicherte Kenntnisse ihrer speziellen sekundären physiologischen Wirkungen. Während YVON²⁾ die Frequenz von Respiration und Puls durch das elektrostatische Bad nicht wesentlich verändert findet, wird von anderen Autoren³⁾ häufig, besonders bei niedrigem Ausgangswert, eine Steigerung des *Blutdrucks* beobachtet. In diesem Sinne läßt sich auch der alte, von BORDIER⁴⁾ wiederholte Versuch auffassen, daß bei einem Aderlaß die Blutung, die bereits gestanden hatte, durch Franklinisation wieder in Gang gebracht wird. Bei Behandlung des nach KRAFKOFF isolierten und durchströmten Kaninchenohrs mit Effluven, Spitzenausstrahlung oder Funkenstrom werden die Ohrgefäße zumeist erweitert, nur selten kontrahiert und nehmen nach Ausschalten wieder rasch ihre ursprüngliche Weite an; positive Elektrizität dilatiert mehr als negative⁵⁾. Da an der Haut des Menschen die Rötung einem anfänglichen Abblassen im Funkenstrom folgt⁶⁾, ist die Dilatation vielleicht durch eine vorübergehende Constrictorenlähmung bei starker Reizung bedingt — entsprechend der im elektrischen Wind auftretenden Oberflächenanästhesie⁷⁾; kräftige Funkenblitze zerstören sogar die kleinen Gefäße [Fulguration⁸⁾]. Auf Gefäßerweiterung beruht vermutlich auch die erhöhte Wärmeabgabe, die nach LECERCLE⁹⁾ eine vom elektrischen Winde getroffene Hautstelle zeigt, während an den benachbarten Partien die Wärmeabgabe eingeschränkt wird.

¹⁾ JELLINEK, St.: Elektropathologie, S. 125ff.

²⁾ YVON: Arch. d'électr. med. Nr. 90, S. 256. 1900. Vgl. oben.

³⁾ Zum Beispiel DOUMER: Ann. d'électrobiol., S. 226. 1907; Verhandl. d. 3. Kongr. f. Physiotherapie Paris 1910 (ref. Arch. f. physikal. Med. u. med. Techn. Bd. 5, S. 275. 1909/11). — BURCH: Journ. of advanc. ther. 1906 (Märzheft).

⁴⁾ BORDIER: Cpt. rend. de hebdom. des séances l'acad. des sciences April 1895 (zitiert nach v. LUZENBERGER: Die Franklinsche Elektrizität usw., S. 43. Leipzig 1905).

⁵⁾ BRUSTEIN: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 45, S. 102. 1925. — PLOTNIKOW, L. M.: Vracebnoe delo Jg. 1925, S. 753 (zit. nach Zeitschr. f. d. ges. physik. Therapie Bd. 33, S. 107. 1927).

⁶⁾ BORDIER: Zitiert nach Fußnote 4.

⁷⁾ EULENBURG: Zitiert nach v. LUZENBERGER: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. II, 2, S. 860.

⁸⁾ EULENBURG: Zitiert nach v. LUZENBERGER: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. II, 2, S. 853 u. 859.

⁹⁾ LECERCLE: La semaine méd. 1893, S. 572.

Neben der reflektorischen Steigerung des Blutdrucks wird auch eine Erhöhung des muskulären Tonus des erweiterten Herzens bei Spitzenanblasung angegeben¹⁾. Ohne auf die nicht an diese Stelle gehörende Erregung von Nerven und Muskeln (angeblich auch von Drüsengewebe) durch den Funken einzugehen, sei noch erwähnt, daß die beim Funkenübergang zwischen den inneren Belägen der Leydener Flaschen einer Influenzmaschine vom äußeren Belag der einen Flasche abgegebenen oszillierenden Entladungen (MORTONSche Ströme) nach BORDIER²⁾ u. a., insbesondere die glatte Muskulatur (der Magens und Darms, der Blase), zu kräftiger Kontraktion bringen. Nach SNOW³⁾ erzeugt der nicht unterbrochene, wellenförmige Strom einer Influenzmaschine auch in der Tiefe Muskelkontraktionen und fördert auf diese Weise die lokale Zirkulation und Resorption.

6. Hochfrequenzströme und hochfrequente Wechselfelder.

Auch die mit Kondensatorelektroden applizierten *oszillierenden* Ströme RUMPFs⁴⁾, die gleichsam ein Bindeglied zu den TESLA-D'ARSONVALschen Hochfrequenzströmen darstellen, besitzen gewisse *Reizqualitäten*, auf die sensible und motorische Rückenmarksnerven anscheinend weniger ansprechen als manche vegetativen Gebilde; doch werden bei größerer Stromdichte (Frosch) sowohl Reflexbewegungen als auch indirekte und direkte Muskelzuckungen ausgelöst. Beim Menschen sind nach Durchströmung der Beine die Patellarsehnenreflexe gesteigert (Tonuszunahme). Das dunkeladaptierte Auge gewahrt bei Reizung das Bild einer erhellten Scheibe von grüngelbem Schimmer⁵⁾.

Wird die eine Elektrode beim Menschen in der *Herzgegend* aufgesetzt, so beobachtet man nach einigen Minuten neben einer Vertiefung der Atmung, von der schon oben berichtet wurde, häufig eine Verlangsamung der Herzaktion, ferner röntgenologisch Verkleinerung und verstärkte Systole des Herzens und eine vorübergehende Erhöhung des Blutdrucks; das Armvolumen sinkt bei schwachen Strömen nicht erheblich, bei starken, allerdings von Muskelkontraktionen begleiteten Strömen zeigt sich jedoch ein steiler, zuweilen nachdauernder Abfall (wie bei faradischer Reizung). Bei direkter Berührung der Kammern des freigelegten Herzens des Frosches und Hundes entsteht eine deutliche Verkleinerung und eine langsamere Aktion des in verkleinertem Zustande weiterschlagenden Herzens; auch das geschädigte Hundeherz zeigt diese Erscheinungen. Unmittelbare Reizung der Vorhöfe erzeugt fibrilläres Wogen der Vorhofsmuskulatur und Arrhythmie der Kammern; durch nachfolgende Reizung der Ventrikel ist die Störung häufig zu beseitigen. Die Capillaren und auch die Venen der Schwimmhaut des Frosches verengern sich bis zum völligen Stillstand der Zirkulation (hohe Stromdichte!).

Nachdem D'ARSONVAL⁶⁾ mitgeteilt hatte, daß bei Kaninchen, die im *Solenoid* den nach ihm benannten Hochfrequenzströmen ausgesetzt werden, zunächst eine Erweiterung, dann eine Verengung der Ohrgefäße und demgemäß anfangs

¹⁾ SMITH: Verhandl. d. 18. Kongr. f. inn. Med. Wiesbaden 1901.

²⁾ BORDIER: Arch. d'électr. méd. Nr. 101, S. 257. 1901.

³⁾ SNOW, W. B.: Americ. journ. of electrotherapeut. a. radiol. Bd. 43, S. 412. 1925.

⁴⁾ RUMPF, TH.: Die Behandlung der Herz- und Gefäßkrankheiten mit oszillierenden Strömen, S. 33ff. Jena 1915; Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 137, S. 329. 1911.

⁵⁾ Über die Reizwirkung von Hochfrequenzströmen von einigen tausend bis einigen hunderttausend Hertz auf die Hautsinnesorgane des Menschen vgl. M. GILDEMEISTER: Ber. ges. Physiol. Bd. 42, S. 581. 1928. Übrigens ist auch bei niedriger Periodenzahl die optimale Frequenz für verschiedene Muskelgruppen, sensible Gebiete, Visceralorgane usw. nicht dieselbe (vgl. TITUS, C. E.: Physic. ther. Bd. 44, S. 449. 1926; zitiert nach Zeitschr. f. d. ges. physikal. Therapie Bd. 32, S. 193. 1926/27).

⁶⁾ D'ARSONVAL: Arch. d'électr. méd. 1897, S. 213.

ein Sinken, später ein Steigen des *Blutdrucks* auftritt, sind zahlreiche Untersuchungen über diese Frage angestellt worden, deren Ergebnisse sich widersprechen. Weder CARVALLO¹⁾ noch BAEDEKER²⁾ konnten im Tierversuch eine Blutdruckänderung nachweisen, es sei denn, daß eine örtliche Reizung mit Effluven oder Funken vorgenommen wurde, die auf dem Umwege über eine sensible Erregung einen depressorischen Reflex hervorrief. Nach BRUSTEIN³⁾ wird aber im Solenoid (und auch durch eine in einiger Entfernung befindliche Effluvienelektrode) die Durchblutung eines Kaninchenohrpräparates bei Einschalten des Stromes meist für die ganze Dauer der Stromanwendung verbessert, um nach Ausschalten des Stromes gewöhnlich zum Ausgangswert zurückzukehren: je höher die Spannung, um so ausgiebiger die Gefäßreaktion. Nach STRAKHOVITCH⁴⁾ zeigen die Hirnarterien Dilatation mit Sinken des Blutdrucks und Steigerung der Zirkulationsgeschwindigkeit. Auch beim Menschen wurde Hautrötung und vermehrte Schweißabsonderung beobachtet [D'ARSONVAL⁵⁾] und eine Zunahme der capillaren Zirkulation aus der vergrößerten Amplitude des Capillarpulses (LAQUERRIÈRE und DELHERME), eine Erleichterung des Kreislaufes durch Verminderung eines innervatorisch erhöhten Widerstandes in der Peripherie aus der plethysmographischen Kurve erschlossen [E. WEBER⁶⁾]. Während zahlreiche Forscher beim Menschen eine Herabsetzung, besonders des mäßig erhöhten arteriellen Druckes im Solenoid sahen, konnten andere sorgfältige Beobachter, unter ihnen BERGONIÉ, BROCA und FERRIÉ mit den schon beschriebenen sehr starken Strömen, diese Befunde nicht bestätigen⁷⁾.

Von CHANOS⁸⁾ werden Verschiedenheiten des Instrumentars für die differenten Resultate angeschuldigt, insbesondere weist DOUMER⁹⁾ auf die wechselnde Beteiligung des gleichzeitig vorhandenen elektrostatischen Feldes hin (vgl. oben), das den Blutdruck steigere, während das elektromagnetische ihn senke; D'ARSONVAL¹⁰⁾ vermutet, daß stärkere Reize den gegenteiligen Effekt von schwächeren ausüben könnten. Neuerdings meint PEEMÖLLER¹¹⁾ einen Ausweg aus dieser Wirrnis zu entdecken. Im Anschluß an die bekannten Untersuchungen von KESTNER und KIMMERLE¹²⁾, die in der Abluft verschiedener elektrischer Lichtquellen einen blutdrucksenkenden Stoff, nach KESTNER das gasförmige Stickoxydul, fanden, ließ er die aus der Umgebung der Funkenstrecke des D'ARSONVALschen Apparates abgesaugte Luft einatmen und erhielt schnell

¹⁾ CARVALLO: Cpt. rend. du 13. Congr. intern. de méd. Paris 1900. Section de phys. et de physiol. S. 120.

²⁾ BAEDEKER: Wien. Klin. 1901, S. 295.

³⁾ BRUSTEIN: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 45, S. 102. 1925.

⁴⁾ STRAKOVITCH: 3. Kongr. f. Physiotherapie Paris 1910 (ref. Arch. f. physikal. Med. u. med. Techn. Bd. 5, S. 275. 1909/11).

⁵⁾ D'ARSONVAL, A.: Arch. d'électr. méd. Bd. 1, S. 133. 1893; Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 107, S. 34. 1893.

⁶⁾ LAQUERRIÈRE u. DELHERME: 3. intern. Kongr. f. med. Elektrol. u. Radiol. Mailand 1906 (Ber. Zeitschr. f. Elektrotherapie Bd. 8, S. 367. 1906). — WEBER, E.: Dtsch. med. Wochenschr. 1918, Nr. 45; Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 8, S. 1. 1919.

⁷⁾ Literatur bei BERGONIÉ: Boruttau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. 2, S. 883ff. — GALLI: Ebenda, S. 661. — Später u. a. BÜHLER: Schweiz. Korrespondenzblatt 1912, Nr. 13. — A. u. W. LAQUEUR: 4. internat. Kongr. f. Physiother. Berlin 1913 (Ber. Zeitschr. f. med. Elektrolog. Bd. 14, S. 70. 1912/17). — RONNEAUX u. LAQUERRIÈRE: Journ. de radiol. et d'électrol. Bd. 6, S. 321. 1922.

⁸⁾ CHANOS, M.: Arch. d'électr. méd. Nr. 195 (ref. Arch. f. physikal. Med. Bd. 2, S. 274. 1907).

⁹⁾ DOUMER: 3. Kongr. f. Physiother. Paris 1910 (Ber. Arch. f. physikal. Med. Bd. 5, S. 275. 1911). Auch Ann. d'électrol. et de radiol. Bd. 16, Nr. 1. 1913.

¹⁰⁾ D'ARSONVAL: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 145, S. 528. 1907.

¹¹⁾ PEEMÖLLER: Klin. Wochenschr. 1923, S. 973.

¹²⁾ Vgl. besonders KESTNER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 75, S. 7 u. Bd. 77, S. 245. — S. auch GIRNDT u. LE BLANC: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 205. 1925.

abklingende Blutdrucksenkungen von 20—30 mm Hg, während das Solenoid selbst, sobald es in einen von der Funkenstrecke abgetrennten Raum verlegt wurde, die depressorische Wirkung einbüßte. Die widersprechenden Angaben über den blutdrucksenkenden Einfluß der Hochspannungshochfrequenzströme beruhen daher nach PEEMÖLLER auf der mit der jeweiligen Versuchsanordnung wechselnden Gelegenheit zur Einatmung der durch die elektrischen Entladungen gebildeten Gase (die häufig angegebene Mattigkeit und Schläfrigkeit will er nunmehr durch die narkotisierende Wirkung des Stickoxyduls [Lachgas] erklären). Ob diese Annahme für die BRUSTEINSchen Versuche zutrifft, bleibe dahingestellt; sie beweisen jedenfalls, daß der Angriffspunkt nicht nur in den vasomotorischen Zentren zu suchen ist¹⁾.

Eine auf *Resonanz* mit dem D'ARSONVALschen Solenoid abgestimmte *Spule* liefert, je nach der Anwendungsart, Effluven, Büschel oder Funken, die ähnliche Erscheinungen wie die von den Elektrisiermaschinen produzierten Ausströmungen hervorrufen, aber einen gesteigerten *mechanischen und thermischen Effekt* ermöglichen²⁾.

Vollzieht sich der Übergang unter Vermittlung einer der Haut unmittelbar anliegenden größeren metallischen Fläche, so erfolgt keine Reizung, sondern allmähliche Erwärmung der Haut. Die von Effluven oder Fünkchen direkt getroffene Haut wird zunächst blaß durch Kontraktion der kleinen *Gefäße*, darauf durch deren passive Erweiterung gerötet; ebenso folgt auf die anfängliche Reizung nach einigen Minuten eine Abstumpfung der *Sensibilität* für alle Empfindungsqualitäten, die über $\frac{1}{4}$ Stunde dauern kann; auch der freigelegte Nerv wird anästhetisch [D'ARSONVAL³⁾]. Percutane Reizung der Oberschenkelmuskulatur des Menschen mit Kondensatorelektrode bis zur Rötung der Haut bewirkt eine Zunahme des Ausschlags des Patellarreflexes, angeblich durch lokale Erhöhung des Muskeltonus⁴⁾.

Bei kräftiger und anhaltender Fulguration kommt es zur *Gewebszerstörung*: die Gefäßwandzellen werden geschädigt, die roten Blutkörper hämolysiert; es tritt Stase, Koagulation und Thrombenbildung ein, die in Obliteration des Gefäßes ausgeht; die anfangs erregten sensibeln Endigungen und Fasern werden gelähmt und schließlich zum Zerfall gebracht⁵⁾. Äußerlich entsteht ziemlich rasch das Bild einer Verbrennung zweiten Grades, die bei fortgesetzter Besprühung in Verschorfung mit Destruktion des Unterhautzellgewebes endet. Kaninchenhaut zeigt schon nach mäßiger Applikation starke Entzündung mit Krustenbildung und Leukocytenansammlung; am Kaninchenohr obliterieren die Gefäße infolge von Koagulation in den Capillaren. *Mikroskopisch* ist die Haut einige Zeit nach mehrfacher Behandlung schwer verändert: Hornschicht zerstört; Epithelzellen nekrotisch (Karyorexis, Pyknose); Leukocyteninfiltration, die bis ins Unterhautzellgewebe reicht, das infolge von Capillarzerreißen mit Blutungen durchsetzt ist [ARENZIO und FABOZZI⁶⁾]. Freigelegtes Gewebe wird

¹⁾ Über den Einfluß der Diathermie auf Blutdruck, Blutverteilung usw. vgl. KOWAR-SCHIK: Die Diathermie, S. 83ff. 3. Aufl. Berlin 1921. — Im übrigen s. H. SCHADE: Handb. d. Physiol. Bd. 17, S. 442.

²⁾ Vgl. den Abschnitt über Resonatorströme und Fulguration von BERGONIÉ in Borrtau-Manns Handb. d. ges. med. Anwend. d. Elektr. Bd. II, 2, S. 893ff.

³⁾ d'ARSONVAL, A.: Arch. d'électr. méd. Bd. 1, S. 133. 1893.

⁴⁾ TUTTLE, W. W. u. E. WILLIAMS: Americ. Journ. of physiol. Bd. 74, S. 650. 1925. Auf einer nachhaltigen Veränderung der Gefäßerregbarkeit beruht vielleicht auch die von SCHIMANKO (Strahlentherapie Bd. 19, S. 805. 1925) angegebene starke Steigerung der Hautallergie gegen Tuberkulin (galvanische und faradische Ströme sind ohne Einfluß).

⁵⁾ BERGONIÉ u. TRIBONDEAU: Arch. d'électr. méd. Nr. 262 u. 264. 1909. — Capillarmikroskopische Befunde s. bei A. C. GUILLAUME: Bull. méd. Jg. 39, S. 1093. 1925.

⁶⁾ ARENZIO, G. u. S. FABOZZI: Ann. di elett. med. Bd. 2, S. 331. 1903.

vom Funkenstrom intensiv angegriffen; während flächenhafte Wundblutungen durch Schorfbildung gestillt werden, können größere Gefäße infolge der Wandschädigung rupturieren.

Der Hochfrequenzfunke ist kein elektives Agens: er vernichtet epitheliale Bestandteile ohne Unterschied; Bindegewebe ist widerstandsfähiger als Parenchyme¹⁾. Die Tiefenwirkung ist gering; in der Oberflächenschicht werden auch die Bakterien abgetötet. Gegen die Nekrose schließt sich das überlebende Gewebe mit einem mächtigen Leukocytenwall ab. Die fulgierte Wundfläche entwickelt bald eine starke seröse Absonderung, aber die Vernarbung geht auch an drüsigen Organen glatt und angeblich auffallend rasch vonstatten²⁾.

Außer den lokalen Vorgängen, die, soweit sie nicht reaktiver Art sind, auch an totem Gewebe eintreten [Verkohlung mit Wasserverlust und Dampfbildung, Zerreißung der Gewebe; OUDIN³⁾], erfolgen von den sensibeln Nerven her auch *reflektorische Wirkungen auf Kreislauf und Atmung*. Bestreichen der Haut mit Resonanzeffluvien erzeugt nicht nur umschriebene Vasoconstriction, sondern auch mehr oder weniger hohe und anhaltende Blutdrucksteigerung [DOUMER⁴⁾]. Kleine Warmblüter [Meerschweinchen, Kaninchen⁵⁾] zeigen zunächst Schmerzreaktionen, Störungen der Respiration, Erhöhung der Pulsfrequenz, nach Eintritt der Analgesie wird das Tier ruhig, Atmung und Puls kehren zur Norm — sämtliche Veränderungen sind also nur Folgen des Hautreizes. Auch kleine Kaltblüter (Frösche, Kröten, Salamander, Nattern) reagieren lebhaft.

Bei Fröschen und Kröten erfolgt ein Farbwechsel (Reizung oder Zerstörung pigmenthaltiger Zellen?); Hautsekret absondernde Amphibien produzieren massenhaftes Sekret bis zur Entleerung der Drüsen (ähnlich bei Faradisieren). Auf diese Weise kann eine lange Behandlung mit schwachen Strömen den Tod des Tieres durch Erschöpfung herbeiführen, während kurze starke Einwirkungen das Leben nicht gefährden. Zuweilen entstehen vorübergehende oder dauernde Lähmungen, anscheinend durch Schädigung (Verbrennung?) der Leitungsbahnen des Rückenmarks. Meist aber sind in Hirn und Rückenmark mikroskopische Veränderungen nicht nachzuweisen [LINN⁶⁾].

Wie schon betont wurde, ist bei Funkenanwendung die Bildung aktiver chemischer Verbindungen besonders zu berücksichtigen.

Anhang.

Elektrolyse.

In den vorangehenden Ausführungen wurde mehrfach bemerkt, daß sog. elektrolytische Vorgänge sich in die betrachteten Erscheinungen einmischten und die Beurteilung der sekundären Elektrizitätswirkung als solcher störten. In diesem Zusammenhange handelt es sich also nicht um die interpolaren — physikochemischen und physiologischen — Veränderungen, die der Stromtransport durch die Wanderung vorgebildeter Ionen mit sich bringt — diese Ionenverschiebung gilt, seit NERNST seine Erregungsgesetze formulierte, als

¹⁾ Literatur s. bei BERGONIÉ: Boruttau-Manns Handb. d. ges. ned. Anwend. d. Elektr. Bd. II, 2, S. 906.

²⁾ BERGONIÉ u. TRIBONDEAU: Arch. d'électr. méd. Nr. 261. 1909.

³⁾ OUDIN: Ann. d'électrobiol. Bd. 13, Nr. 9.

⁴⁾ DOUMER: Zeitschr. f. med. Elektrol. Bd. 12, S. 78. 1910.

⁵⁾ Um störende Wirkungen der Hochspannung auf das Haarkleid auszuschließen, waren die Tiere rasiert.

⁶⁾ LINN, F.: Arch. f. phys. Med. Bd. 3, S. 275. 1908.

die primäre Elektrizitätswirkung kat exochen im Organismus —, vielmehr um jene Prozesse, die sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Pole abspielen und auf der Anwesenheit und Beschaffenheit der stromzuführenden Elektroden beruhen. Wir übergehen die Ionen-, Wasser- und Kolloidbewegungen, die unter Flüssigkeitselektroden stattfinden und in den Rahmen der Elektrophorese gehören, und beschränken uns auf die Befunde an metallischen Elektroden.

Die Elektrolyse beruht auf den Umsetzungen, die an den Metallelektroden erfolgen: die Ionen des Organismus, der in der Hauptsache als wäßrige Kochsalzlösung zu betrachten ist, geben an den Elektroden ihre elektrische Ladung ab und verbinden sich mit dem Wasser, so daß am positiven Pol Salzsäure unter Freiwerden von Sauerstoff, am negativen Pol Natronlauge unter Freiwerden von Wasserstoff entsteht. Außer der chemischen Wirkung durch die ins Gewebe abgeschiedenen Basen und Säuren ist also auch die mechanische durch die gebildeten Gasbläschen zu berücksichtigen. Schließlich kommt unter Umständen der chemische Einfluß des Elektrodenmaterials und die Temperatursteigerung durch Stromwärme in Betracht. Zu diesen Faktoren gesellt sich die physiologische Reaktion des Gewebes auf den elektrischen Strom (Gleichstrom).

Die Anfangsstadien der Gewebselektrolyse konnte HEIMBERGER¹⁾ capillarmikroskopisch beobachten, indem er eine feine Stahlnadel als differenten Pol in die Haut bis an eine Capillare einführte. Mit differenter Anode erfolgt schon bei schwachen Gleichströmen eine Kontraktion der Capillarpericyten, mit differenter Kathode zeigt sich erst bei verhältnismäßig starken Strömen eine Formänderung, die nicht mit Sicherheit als Kontraktion des Gefäßes zu deuten ist. Am positiven Pol bilden sich Metallsalze aus dem Anodenmaterial (Eisen), die das Nachbargewebe nekrotisieren und zu einer Spätschädigung der Capillaren (Verödung der Schlingen) führen. Die an der Kathode entstehenden Wasserstoffbläschen verteilen sich im Gewebe (z. B. im pericapillaren Lymphraum und in den Lymphspalten) und werden rasch von den Capillarendothelien, allmählich von den die Lymphräume begrenzenden Zellen und zuletzt von Blut und sonstigen Geweben resorbiert. In Capillaren und Venen hindern die Gasblasen den Blutstrom, falls sie nicht klein genug sind, um mitgeschwemmt zu werden.

Bei hinreichend starken Strömen wird das Gewebe zerstört: an der Anode gerinnen die Eiweißkörper unter dem Einfluß der Säure und bilden einen festen Schorf, an der Kathode werden sie durch die Basen verflüssigt und durch die Wasserstoffbläschen in eine schaumige Masse verwandelt. Die Eintrocknung an der Anode und die Feuchtigkeit an der Kathode sind wahrscheinlich durch die in Richtung des Stromes gehende Wasserbeförderung mitbedingt. Nach beendeter Stromzufuhr folgt eine örtliche Reaktion der Umgebung, die durch Hyperämie und seröse Durchtränkung zur Resorption der abgestorbenen Teile führt. Die Elektrolyse setzt also einen Entzündungsreiz²⁾.

Eine ins einzelne gehende Beschreibung stammt von ESCHLE, der die Mehrzahl der Veränderungen (größtenteils in Übereinstimmung mit früheren Forschern) auch an toten Geweben fand. An Muskel, Leber, Niere und Hoden von Meerschwein, Kaninchen, Kalb und Rind (Nadelelektroden, 25–30 mA, 10 bis 45 Minuten) zeigte sich sofort nach Schluß des Stromes ein Entweichen von Gasbläschen aus der Kathodenstichöffnung, die sich bald zu weißen, alkalisch

¹⁾ HEIMBERGER, H.: Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 51, S. 112. 1926.

²⁾ Für nähere Angaben vgl. außer den eingangs aufgeführten Monographien: GRÄUPNER: Über Elektrolyse und Katalyse in Theorie und Praxis. Breslau 1891. — ESCHLE: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 138, S. 371. 1894. — DELHERM u. LAQUERRIÈRE: L'ionothérapie électrique. 2. Aufl. Paris 1925.

reagierenden Schaummassen in solcher Menge ansammeln, daß sie bei sehr langer Stromdauer in Gestalt einer serumartigen Flüssigkeit abtropften. An der Anode war die Gasentwicklung und Ausscheidung von (sauer reagierender) Flüssigkeit stets (meist sogar bedeutend) geringer. An der Kathode entwickelten sich die Gase nicht nur aus der Stichöffnung selbst, sondern auch in der weiteren Umgebung aus sich bildenden Gewebslücken; dort herrschte ein Geruch nach Lauge, an der Anode nach Chlor und Ozon. Um die Pole bildete sich ein Hof, meist in Form einer doppelten Zone. Während am positiven Pol die Säuerung, Austrocknung und Verfilzung des Gewebes die Peripherie des äußeren Ringes des Hofes nicht überschritt, reichte am negativen Pol die Auflockerung, geleeartige Umwandlung und alkalische Reaktion bis in die weitere Umgebung. An der Kathode ließ sich die Nadelelektrode stets leicht und blank herausziehen, während sie an der Anode nur schwer und von mißfarbenem Exsudat bedeckt dem Zuge folgte (bei unedlem Metall können an der Anode die Gewebe durch entstehende Metalloxyde und -salze verfärbt werden). Die Veränderungen erstrecken sich kegelartig in die Tiefe. Mikroskopisch findet man im frischen Präparat an der Kathode eine Verwischung, an der Anode eine Trübung der Strukturen, färberisch eine mangelhafte Tinktion, besonders der anodischen Gewebsteile.

Das gleiche Vorgehen erzeugt in der Muskulatur von lebenden (narkotisierten) Tieren, die mehrere Stunden bis Tage nach der Behandlung zur Untersuchung getötet wurden, eine an beiden Polen mikroskopisch in sehr ähnlicher Weise auftretende geringe Nekrose; die Entzündungsvorgänge (Leukocytenansammlung und Fibrinbildung) scheint auf die nächste Umgebung der Nekrose beschränkt zu sein und bereits am 3. Tage nach dem Eingriff im wesentlichen ihren Abschluß gefunden zu haben. Dagegen greifen degenerative Metamorphosen weit über den nekrotischen Bereich hinaus; sie bestehen teils in einer Homogenisierung nach Art der wachsigen Degeneration, teils in körniger Trübung und scholligem Zerfall, teils in fettiger Infiltration. Verfettung zeigen auch die Markscheiden der kleinen Muskelnerven. Bei 8–10 Minuten dauernder Durchströmung der Niere mit einer differentiellen Nadelelektrode (2,5–5 mA) sind die Tiere zunächst sehr hinfällig, erholen sich jedoch in einigen Stunden; sie sterben aber bei gleichzeitiger Behandlung beider Nieren. Im Urin findet man häufig Eiweiß, Zucker, rote und weiße Blutkörper sowie hyaline und granulierten Zylinder (ohne wesentlichen Unterschied der Polarten). Auch mikroskopisch zeigen beide Pole keine wesentliche Differenz: keilförmige Nekrose mit Hyperämie, Hämorrhagie und Leukocytenanhäufung in der Umgebung; darüber hinausgreifend regressive Veränderungen (Desquamation, Verfettung usw.) der Glomerulus- und Tubulusepithelien; Kanälchen mit Zylindern gefüllt. Während die Entzündung in etwa 18 Stunden den Höhepunkt erreicht, dauern die degenerativen Prozesse einige Tage bis zu ihrem Verschwinden. Bei ähnlicher Behandlung der Leber (10 mA für 10 Minuten) erschien im Urin nur ausnahmsweise Zucker; zunächst ist die Nekrose von auffallend geringen Reaktionserscheinungen begleitet, später entstehen um die schmale Reaktionszone mehr oder weniger ausgesprochene rückgängige Metamorphosen. Bei größerer Stromdichte in kleineren Organen (Hoden) erfolgen schwere Schädigungen. Im übrigen aber gelangt sonst normales Gewebe durch schnell einsetzende und umfangreiche Wucherungsvorgänge zu baldiger Reparatur; ein Unterschied der Pole besteht nur insofern, als die Anode hinsichtlich des Umfangs und der Schnelligkeit der degenerativen Prozesse wirksamer erscheint als die Kathode.

Ursache der elektrischen Erscheinungen.

Von

MAX CREMER

Berlin.

Mit 5 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

VAN LAAR, I. I.: Lehrbuch der theoretischen Elektrochemie auf thermodynamischer Grundlage. Leipzig u. Amsterdam 1907 (bes. Kap. 6, 7 u. 8). — CREMER, MAX: Die allgemeine Physiologie der Nerven. Handbuch der Physiologie des Menschen. Herausgegeben von W. Nagel, Braunschweig 1909. 4. Band, 2. Hälfte, S. 872—879. — BERNSTEIN, JULIUS: Elektrobiologie. Braunschweig 1912 (bes. Kap. 2 u. 5). — BEUTNER, R.: Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben und ihre künstliche Nachahmung durch synthetische organische Substanzen. Stuttgart 1920. — MICHAELIS, LEONOR: Die Wasserstoffionenkonzentration. 2. Aufl., Teil I. Die theoretischen Grundlagen. Berlin 1922. Abschnitt II (Seite 132—257) (1. Aufl. 1914). — WALDEN, PAUL: Elektrochemie nichtwäßriger Lösungen (Handbuch der angewandten physikalischen Chemie Bd. XIII). Leipzig 1924. Das Leitvermögen der Lösungen. Teil 1—3 (Handbuch der allgemeinen Chemie Bd. IV). Leipzig 1924. — HÖBER, RUDOLF: Physikal. Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl. Leipzig 1926. Kap. 4 u. 12 (1. Aufl. 1902).

Vorbemerkungen.

Der Titel „Ursache der elektrischen Erscheinungen“ ist sehr vielsagend, und wenn man nicht wüßte, daß es in dem Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie wäre, dann möchte man darunter eine rein physikalische Abhandlung über das Wesen der Elektrizität vermuten. Das ist aber nicht beabsichtigt. Selbstverständlich handelt es sich nur um elektrophysiologische Erscheinungen und um deren Ursachen, und da auch nicht um alles, was irgendwie mit Elektrizität in der Biologie zusammenhängt, sondern lediglich resp. hauptsächlich um jene Ströme, die man als Ruhe- und Aktionsströme aus den Organen tatsächlich ableiten kann. Es ist ferner nicht meine Absicht, diese im einzelnen bei den Muskeln, Nerven und Drüsen zu verfolgen, sondern ich betrachte die Aufgabe des folgenden Abschnittes im wesentlichen darin gelegen, die physikalischen Grundlagen zu diskutieren, die verschiedenen Hypothesen, die heute für die Deutung der elektrobiologischen Erscheinung möglich sind, klar darzulegen und vor allen Dingen, wie sehr bald in der Einleitung schon erhellen wird, die Theorie der einfachsten „diphasischen Ketten“ möglichst klarzustellen. Wären hier alle Schwierigkeiten behoben, wir würden schon erheblich weiter sein. Der Leser wird finden, daß diese nicht sehr klein sind¹⁾.

1. NERNST resp. NERNST und RIESENFELD.

Die älteren Anschauungen über die Ursache der bioelektrischen Ströme können füglich übergangen werden. Man sehe wegen der historischen Darstellung namentlich CREMER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 47. 1906 (geschrieben Ende 1905)

¹⁾ Die Arbeit wurde Ende Oktober 1926 abgeschlossen.

und Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 4, S. 872. Ich erwähne hier die Namen VOLTA, VALENTIN, DU BOIS-REYMOND, RANKE, HERMANN, TSCHAGOWETZ, OKER-BLOM, MACDONALD, BERNSTEIN, BRÜNINGS.

Zum Teil haben diese Autoren versucht, durch wäßrige Ketten die bioelektrischen Erscheinungen zu erklären, zum Teil lehnten sie sich an OSTWALD an, dessen Ausführungen hier ausführlicher wiedergegeben werden sollen. OSTWALD betonte die Bedeutung elektrischer Eigenschaften halbdurchlässiger Scheidewände für die Elektrobiologie. Er nahm an, daß es Membranen gibt, bei denen Durchlässigkeit oder Undurchlässigkeit für bestimmte Ionen vorliegt und die infolgedessen zu eventuell großen elektromotorischen Kräften führen können. § 72 und 80¹⁾ sagt er: „Es ist vielleicht nicht gewagt, schon hier die Vermutung auszusprechen, daß nicht nur die Ströme der Muskeln und Nerven, sondern namentlich auch die rätselhaften Wirkungen der elektrischen Fische durch die hier erörterten Eigenschaften der halbdurchlässigen Membranen ihre Erklärung finden werden.“ Es ist nach meiner Ansicht nur eine spezielle Durchführung dieses Gedankens, wenn man sich poröse Grenzmembrane — Ionensiebe, wie sie HÖBER²⁾ heute nennt — vorstellt, bei denen gewisse Ionen wegen Mißverhältnisses der molekularen Größe zur Porengröße nicht durchgelassen werden. Potentiale, die sich thermodynamisch ableiten lassen, wenn sehr große Moleküle, speziell also Eiweißmoleküle, sich solchen Poren gegenüber befinden neben anderen Elektrolyten, die leicht durch die Poren passieren können, werden Donnanpotentiale, alle einschlägigen Potentiale nach HÖBER speziell Membranpotentiale genannt. Wir werden noch näher darauf eingehen, müssen aber schon hier bemerken, daß die Donnanpotentiale, wie sich aus den DONNANSchen Abhandlungen von selbst ergibt, in gleicher Weise vorkommen, wenn man den Weg einschlägt, den ich zur Erklärung der elektrischen Differenzen bevorzuge. Denn so anschaulich auch die Ionensiebvorstellung für denjenigen sein mag, der sich zuerst mit ihr beschäftigt, so läßt sie doch eine bequeme Erklärung stetiger Übergänge vermissen und versagt für die gewöhnlichen Ionen in ihrer einfachen Gestalt überhaupt. Da nun der Grenzfall der „Undurchlässigkeit“ einzelner Ionen auch bei der allgemeinen Diphasentheorie befriedigend erklärt wird und dann natürlich zu denselben Ergebnissen führt wie die Annahme von Ionensiebpotentialen, so empfiehlt es sich von diesem allgemeinen Standpunkt aus zunächst diese Theorie zu betrachten und erst später zu diskutieren, inwiefern es einen Wert hat, die Ionensiebtheorie daneben beizubehalten. Donnanpotentiale sind nach beiden Vorstellungen, das möchte ich nochmals hervorheben, möglich.

Eine Theorie nun, die alle Übergänge von der einfachen wäßrigen bis zur kompliziertesten „Membrankette“ vorherrschen läßt, rührt von NERNST und RIESENFELD her. Sie befaßt sich mit den elektromotorischen Kräften, die durch Dazwischentreten einer neuen Phase entstehen oder, da biologisch eine der Phasen an sich eine wäßrige ist, die durch Dazwischentreten einer nichtwäßrigen Phase veranlaßt sind. In biologischer Beziehung kann diese neue Phase als Membran gedeutet werden (bzw. die in den Geweben vorhandenen Membranen als neue Phasen), und so ergibt sich gewissermaßen von selbst die Anwendung der NERNST-RIESENFELDSchen Vorstellungen auf die Elektrobiologie.

NERNST und RIESENFELD³⁾ hatten bei ihren Untersuchungen zunächst nicht die Absicht, Beiträge zur Erkenntnis der bioelektrischen Erscheinungen

¹⁾ Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 6, S. 71. 1890.

²⁾ HÖBER: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, Kap. 12. 1926.

³⁾ NERNST, W. u. E. H. RIESENFELD: Über elektrolytische Erscheinungen an der Grenzfläche zweier Lösungsmittel. Nachr. v. d. Ges. d. Wiss., Göttingen, Mathem.-physik. Kl. 1901, H. 1. — Wiedemanns Ann. 4. Folge, Bd. 8, S. 600. 1902. — RIESENFELD: Ebenda, S. 609, 616. — Vgl. auch HITTORF: Ebenda Bd. 9, S. 243. 1902.

zu liefern. Ihr Hauptziel war, eine Methode zur Ermittlung der Überföhrungszahl in nichtwäörigen L6sungen zu finden. Sie untersuchten vor allem folgenden Fall: Ein Elektrolyt befindet sich in einer wäörigen L6sung 1; darauf folgt derselbe Elektrolyt in einer mit Wasser nicht mischbaren Phase, und endlich schließt eine wäörige L6sung die Kette, in welcher die Konzentration 2 herrscht. Wir untersuchen also eine Konzentrationskette, bei der die verschiedenen Konzentrationen durch die nichtwäörige Phase unterbrochen wurden, bei den ersten Versuchen hauptsächlich durch Phenol. In die beiden wäörigen L6sungen tauchten Elektroden zweiter Art, d. h. Quecksilber mit unl6slichen Halogenquecksilbersalzen überschichtet und in bekannter Weise abgeleitet. Die verschiedenen Konzentrationen entstanden bei NERNST und RIESENFELD zum Teil erst durch das Hindurchleiten eines konstanten Stromes, zum Teil wurden sie allerdings von vornherein erzeugt. Aber die Kette begann mit Metall und schloß mit Metall; die EMK. einer metallfreien Kette, einer wäörigen Kette, unterbrochen durch eine nichtwäörige Phase, haben sie in ihrer elektromotorischen Kraft nicht direkt zu bestimmen versucht, wenn sich auch einzelne Zahlen aus ihren Angaben nachträglich errechnen lassen. Wodurch aber die Arbeiten von NERNST und RIESENFELD ausgezeichnet sind, ist die scharfe Unterscheidung des Sitzes der einzelnen elektromotorischen Kräfte, erstens monophasische im Innern der einzelnen Phase mit ihrem gewöhnlichen Charakter, und zweitens einer neuen elektromotorischen Kraft an der Grenze zweier Phasen, die abgeleitet wurde aus den früheren Vorstellungen von NERNST¹⁾, nach welchen nicht nur den neutralen Molekülen, sondern auch den einzelnen Ionen besondere Teilungskoeffizienten zukommen.

Bei der grundlegenden Wichtigkeit der NERNSTschen Ausführungen lasse ich die Hauptstellen wörtlich folgen²⁾:

„Verteilungssatz. Zwischen den Konzentrationen einer beliebig herausgegriffenen (elektrisch neutralen) Molekülgattung in der festen und in der flüssigen L6sung besteht Proportionalität.

Wie ich schon früher betonte³⁾, gilt der Teilungssatz nur für elektrisch neutrale Molekülgattungen; ich begnügte mich bisher mit einer Andeutung der Modifikation, welche er bei seiner Anwendung auf Ionen erfährt, weil ein Gleichgewichtszustand zwischen zwei elektrolytisch leitenden Phasen noch nicht studiert worden ist. Nun aber, wo wir im Gleichgewichte zwischen fester und flüssiger Salzl6sung einen Fall vor uns haben, wo zwei elektrolytisch leitende, also freie Ionen enthaltende Phasen miteinander in Berührung sind, sei ein Eingehen auf die hierdurch bedingte Erweiterung des Verteilungssatzes gestattet.

Die auf der Basis einer reichhaltigen Erfahrung begründete Annahme, daß jedes freie Ion bezüglich einer Beteiligung an einem chemischen Gleichgewichtszustande wie jede andere Molekülgattung zu behandeln ist, führt in unserem Falle zu der Annahme, daß jedes Ion einen spezifischen Teilungskoeffizienten wie jede andere Molekülgattung besitzt. Nehmen wir nun etwa den einfachen Fall an, ein positives und ein negatives Ion verteile sich zwischen zwei Phasen und besitze je einen Teilungskoeffizienten, welcher für beide einen mehr oder weniger verschiedenen Wert besitzt. Dies würde zur Folge haben, daß die positiven und negativen Ionen in den beiden Phasen mehr oder weniger verschiedene Konzentrationen annehmen würden, wenn allein die aus der Existenz spezifischer Teilungskoeffizienten entspringenden Kräfte in Wirkung träten. Nun aber hat eine Verteilung der Ionen in anderem Verhältnis als derjenigen, welche der elektrischen Äquivalenz entspricht, das Auftreten elektrischer Ladungen zur Folge, oder es wird, mit anderen Worten, zwischen den beiden Phasen eine elektrostatische Potentialdifferenz (elektromotorische Kraft) wirksam; die bekannten Gesetze der Anordnung elektrostatischer Ladungen führen dann zu dem Endergebnis, daß im Innern der beiden Phasen keine freie Elektrizität sich befindet oder daß, mit anderen Worten, die Ionen in beiden Phasen in elektrisch äquivalenter Menge vorhanden sind und daß an ihrer Beröhrungsfläche sich eine elektrostatische Doppelschicht ausbildet.

¹⁾ NERNST, W.: Über die Löslichkeit von Mischkrystallen. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 9, S. 137. 1892.

²⁾ NERNST, W.: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 9, S. 138ff.

³⁾ NERNST, W.: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 6, S. 36. 1890.

Entwickeln wir die Gleichungen, zu welchen die soeben dargelegte Anschauung führt, an der Hand eines speziellen Falles; es sei eine feste Lösung, gebildet aus einem binären Salze als Lösungsmittel und aus einem gleichen als gelösten Stoffe, in Berührung mit seiner flüssigen Lösung; der osmotische Partialdruck der vier Ionen betrage in der wäßrigen Lösung p_1 , p_2 , p'_1 , p'_2 , und in der festen Lösung π_1 , π_2 , π'_1 , π'_2 , wobei die gestrichelten Werte sich auf die negativen Ionen beziehen sollen; die Teilungskoeffizienten mögen bez. die Werte k_1 , k_2 , k'_1 , k'_2 besitzen. Wenn keine Potentialdifferenz zwischen den beiden Phasen vorhanden wäre, so würden die Beziehungen:

$$p_1 = k_1 \pi_1, \quad p_2 = k_2 \pi_2, \quad p'_1 = k'_1 \pi'_1, \quad p'_2 = k'_2 \pi'_2 \quad (1)$$

bestehen; da außerdem in jedem Falle der Bedingung, daß freie Elektrizität im Innern der beiden Phasen nicht auftreten kann, Genüge geleistet werden muß, so ergibt sich:

$$p_1 + p_2 = p'_1 + p'_2; \quad \pi_1 + \pi_2 = \pi'_1 + \pi'_2; \quad (2)$$

die Gl. (1) und (2) sind aber nur dann miteinander verträglich, wenn:

$$(k_1 - k'_1) \pi'_1 + (k_2 - k'_2) \pi'_2 + (k_1 - k_2)(\pi_1 - \pi'_1) = 0. \quad (3)$$

Da dies im allgemeinen *nicht* der Fall sein wird, muß sich zwischen den beiden Phasen eine Potentialdifferenz E ausbilden, deren Wert sich auf folgendem Wege ergibt.

Die gesuchte Potentialdifferenz entspricht der maximalen äußeren Arbeit (Änderung der freien Energie), welche geleistet werden muß, um die Elektrizitätsmenge (in Gestalt positiver Ionen) aus der einen in die andere Phase zu transportieren; diese Arbeit beträgt aber $RT \ln p_1/k_1 \pi_1$, wenn der Transport durch das eine, und $RT \ln p_2/k_2 \pi_2$, wenn der Transport durch das andere positive Ion besorgt wird; R bedeutet die Gaskonstante im elektrolytischen Maß. Somit folgt:

$$E = RT \ln \frac{p_1}{k_1 \pi_1} = RT \ln \frac{p_2}{k_2 \pi_2}.$$

Die gleiche Rechnung für die negativen Ionen ergibt, indem der Zeichenwechsel zu beachten ist:

$$E = RT \ln \frac{\pi'_1}{k'_1 p'_1} = RT \ln \frac{\pi'_2}{k'_2 p'_2}.$$

Man überzeugt sich leicht, daß aus obigen Gleichungen, wenn die Teilungskoeffizienten bekannt sind und wenn man die Gl. (2) hinzunimmt, E sich eindeutig ergibt.“

Da die osmotischen Drucke den Konzentrationen proportional sind und hier nur die Verhältnisse in den osmotischen Druckten vorkommen, so können überall statt der Drucke die Konzentrationen eingesetzt werden, und man erhält so die Form, in welcher die NERNSTschen Formeln in den Diphasenkettten gewöhnlich Anwendung finden. Auch steht es natürlich vollkommen frei, als Teilungsverhältnis der Ionen jeweils die *reziproken* Werte zu definieren, wie es in dieser Abhandlung geschehen ist. Es ist willkürlich, welche Konzentration man in den Zähler und welche man in den Nenner nimmt. Nur muß man natürlich bei der einmal gegebenen Definition beharren. Wir wenden nun die Formel auf die Phasengrenze zweier flüssiger Phasen nach den Ausführungen von RIESEN-FELD¹⁾ an.

„Für den einfachsten Fall, ein binärer Elektrolyt verteile sich zwischen zwei Lösungsmitteln L_1 und L_2 , haben wir demnach zwischen drei Teilungskoeffizienten zu unterscheiden, nämlich

- k für die nicht dissoziierten Moleküle,
- k^+ für die freien positiven Ionen,
- k^- für die freien negativen Ionen.

Diese drei Teilungskoeffizienten, die natürlich alle voneinander verschieden sein können, sind aber nicht gänzlich unabhängig voneinander. Durch Anwendung des Massenwirkungssatzes findet man vielmehr die Beziehung

$$k^+ k^- = \frac{K_1}{K_2} k, \quad (18)$$

worin K_1 die Dissoziationskonstante in L_1 und K_2 in L_2 bedeutet.

Da nun jede Ionenart ihren eigenen Teilungskoeffizienten besitzt, so werden die Ionen die Tendenz haben, sich zwischen L_1 und L_2 so zu verteilen, daß die Zahl der in einem Lösungs-

¹⁾ RIESENFELD, E. H.: Über elektrolytische Erscheinungen und elektromotorische Kräfte an der Grenzfläche zweier Lösungsmittel. Inaug.-Dissert. Göttingen 1901, S. 21 ff.

mittel befindlichen positiven und negativen Ionen verschieden groß wird. Nun kann aber im Innern einer Phase keine Anhäufung freier Elektrizität auftreten. Es wird sich daher an der Trennungsfläche der beiden Lösungsmittel eine Doppelschicht ausbilden müssen, d. h. zwischen beiden Phasen wird eine Potentialdifferenz herrschen.

Die Größe dieser elektromotorischen Kraft (E) hat NERNST¹⁾ berechnet. Es ist

$$E = \frac{RT}{m_1} \ln \frac{k^+ \gamma^+}{c^+} = - \frac{RT}{m_2} \ln \frac{k^- \gamma^-}{c^-},$$

worin c^+ und c^- die Konzentration des Kations oder Anions in L_1 , und γ^+ und γ^- dieselben Größen in L_2 bedeuten; m_1 und m_2 sind die Wertigkeiten der Kationen bezüglich der Anionen²⁾.

Die so gefundenen Gleichungen werden nun angewandt auf die Kette

Gzfl. 1. Gzfl. 2.

$El \mid$ Elektrolyt c_1 in $L_1 \mid$ Elektrolyt in L_2 Elektrolyt c_2 in $L_1 \mid El$.

Die Kette wird also errechnet mit Rücksicht auf Elektroden erster und zweiter Art. Die Elektroden sind mit El bezeichnet, mit Rücksicht auf das Folgende und namentlich auch im Hinblick auf eine Abhandlung von RIESENFELD und REINHOLD³⁾.

Wir wollen diese Kette für unseren Zweck teils vereinfachen, teils anscheinend etwas komplizieren. Wir lassen die Elektroden weg und denken uns die Potentialdifferenz zwischen den beiden Konzentrationen direkt gemessen, so daß durch die Messung selbst eine neue Potentialdifferenz nicht entsteht, also z. B. mit Chlorkaliumelektroden, oder indem wir, wenn die Messungen in anderer Weise getätigt wurden, die entstehenden Potentialdifferenzen rechnerisch berücksichtigen. Das bedeutet eine Vereinfachung der Kette. Sodann aber wollen wir noch eine dritte Grenzfläche einführen. Diese liege mit Rücksicht auf biologische Probleme im Innern des Lösungsmittels in der Mitte der vom Wasser verschiedenen Phase. Wir wollen voraussetzen, daß die beiden Abschnitte der mittleren Phase, die auf diese Art ineinandergehen, jede für sich mit der angrenzenden wäßrigen Phase von c_1 resp. c_2 in Gleichgewicht gebracht sind.

Wir erhalten also folgendes Schema:

Gzfl. 1 Gzfl. 3 Gzfl. 2

Elektrolyt c_1 in L_1 Elektrolyt γ_1 Elektrolyt γ_2 Elektrolyt c_2 in L_2 .

Im übrigen folgen wir für die Berechnung der Dissertation von RIESENFELD (S. 25). Die Konzentration im Wasser beträgt c_1, c_2 , in der nichtwäßrigen Phase γ_1, γ_2 . Der Einfachheit halber nehmen wir die Elektrolyte einwertig an. Es ergeben sich dann für die einzelnen Grenzflächen folgende Potentialsprünge:

Grenzfläche 1: $E_1 = \frac{RT}{m} \ln \frac{k^+ \gamma_1}{c_1},$

Grenzfläche 2: $E_2 = \frac{RT}{m} \ln \frac{c_2}{k^+ \gamma_2},$

Grenzfläche 3: $E_3 = \frac{u-v}{u+v} \frac{RT}{m} \ln \frac{\gamma_1}{\gamma_2} \text{ 4) }.$

Folglich: $\sum_1^3 E = \frac{RT}{m} \ln \frac{k^+ \gamma_1}{c_1} + \frac{u-v}{u+v} \frac{RT}{m} \ln \frac{\gamma_1}{\gamma_2} + \frac{RT}{m} \ln \frac{c_2}{k^+ \gamma_2}.$

¹⁾ NERNST: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 9, S. 137. 1892.

²⁾ Im ersten Augenblick könnte es sonderbar erscheinen, daß die elektromotorische Kraft der Trennungsfläche von dem Verteilungskoeffizienten einer Ionenart einzeln abhängen sollte. Erinnern wir uns jedoch an Gl. (18), so wird das plausibler.

³⁾ RIESENFELD u. REINHOLD: Bestimmung von Überföhrungszahlen aus elektromotorischen Kräften in Lösungsmitteln, welche mit Wasser nur beschränkt mischbar sind. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 68, S. 459. 1909.

⁴⁾ u bedeutet die Wanderungsgeschwindigkeit des Kations, v des Anions in der zweiten Phase.

Die hier auftretenden Verhältnisse c_1/γ_1 , c_2/γ_2 resp. die reziproken Werte kann man als die effektiven Ionenteilungsverhältnisse bezeichnen.

Wenn diese effektiven Ionenteilungsverhältnisse an den beiden Phasengrenzen gleich sind, dann vereinfacht sich der Ausdruck für die gesamte elektromotorische Kraft noch bedeutend. E_1 und E_2 sind entgegengesetzt gleich, und es bleibt einfach E_3 . Dieser Fall tritt immer dann ein, wenn die beiden Dissoziationsverhältnisse an jeder der beiden Phasengrenzen gleich sind, also derselbe Dissoziationsgrad an Grenzfläche 1 in Phase 1 und 2 gegeben ist und ebenfalls die Dissoziationsgrade an der Phasengrenze 2 übereinstimmen und die Konzentrationen c_2 und γ_2 herrschen. Doch ist es nicht notwendig, daß der Dissoziationsgrad in Phase 1 an der Grenzfläche 1 gleich dem Dissoziationsgrade in der Phase 2 an der Grenzfläche 2 ist. Ferner ergibt sich, daß die abgeleitete Formel auch gilt erstens für vollkommene Dissoziation in beiden Lösungsmitteln und zweitens für eine vollkommene Dissoziation in dem einen und eine spurenweise in dem anderen Lösungsmittel. RIESENFELD schließt, daß die Formel auch für Zwischenfälle, also ganz allgemeine Gültigkeit hat.

Außer dieser osmotischen Ableitung des Wertes der Konzentrationskette haben NERNST und RIESENFELD resp. RIESENFELD auch eine thermodynamische Ableitung gegeben.

Ich teile dieselbe ebenfalls nach der Dissertation¹⁾ mit:

„Ein binärer Elektrolyt sei zwischen zwei Lösungsmitteln verteilt. Die Stromzuführung geschehe durch zwei Elektroden erster Art, die also in bezug auf das Kation reversibel arbeiten. Dann werden, wenn wir während einer gewissen Zeit einen Strom von 1 F durch das Element schicken, zur Anode hinwandern $(1 - n_1)$ Grammäquivalente des Elektrolyten, von der Kathode fortwandern $(1 - n_1)$ Grammäquivalente des Elektrolyten, während, wie wir oben ausführten, gleichzeitig eine Menge von $(n_1 - n_2)$ Grammäquivalenten des Elektrolyten von der zweiten Trennungsfläche zur ersten Trennungsfläche, also dem Strome entgegen, transportiert werden. Schicken wir jetzt das gleiche Elektrizitätsquantum in entgegengesetzter Richtung durch unser Element, so werden die entstandenen Konzentrationsänderungen wieder rückgängig gemacht. Das Element arbeitet also völlig reversibel, und wir können durch einen Kreisprozeß mittels isothermer Destillation seine elektromotorische Kraft berechnen. Nehmen wir zunächst an, der Teilungskoeffizient des Elektrolyten zwischen beiden Lösungsmitteln wäre so groß, daß man die an den Trennungsflächen in L_2 befindlichen Mengen vernachlässigen kann. Dann ist bei Stromdurchgang von 1 F nur die Arbeit geleistet worden, daß $(1 - n_2)$ Grammäquivalente des Elektrolyten von der Konzentration c_2 auf die Konzentration c_1 gebracht wurden.

Sind π_1 und π_2 die Dampfdrucke des gelösten Elektrolyten von der Konzentration c_1 und c_2 , dann beträgt diese Arbeit:

$$A = (1 - n_2) \frac{RT}{m} \ln \frac{\pi_1}{\pi_2}. \quad (22)$$

Da das Salz so gut wie vollständig dissoziiert ist, können wir

$$\pi_1 = a c_1^2, \quad \pi_2 = a c_2^2$$

setzen, worin a eine beliebige Konstante sein mag.

Also finden wir die elektromotorische Kraft unseres Elementes wie früher

$$E_k = -A = -2(1 - n_2) \frac{RT}{m} \ln \frac{c_1}{c_2}.$$

Diese Formel gilt auch, wenn k einen beliebigen Wert annimmt. In dem Falle wird ein bestimmter Bruchteil des Elektrolyten in das zweite Lösungsmittel hineindiffundieren. Wir können dann für jedes der beiden Lösungsmittel einzeln nach Formel (22) die Arbeit berechnen, die zum Ausgleich der durch die Elektrolyse hervorgerufenen Konzentrationsunterschiede nötig ist. Durch Addition dieser beiden Arbeiten ergibt sich, daß die erforderliche Gesamtarbeit, und mithin auch die elektromotorische Kraft des Elementes, von der Größe des Teilungsverhältnisses unabhängig ist.“

¹⁾ RIESENFELD, E. R.: Jnaug.-Dissert. Göttingen 1901, S. 27f.

Zieht man von dem in der Gleichung (22) angegebenen Wert sinngemäß die Elektrodenpotentiale ab, so erhält man für die obige Kette, auf diesem thermodynamischen Wege berechnet, dieselbe Formel wie vorhin, nämlich:

$$\begin{aligned} \varepsilon_{1-3} &= -2(1 - n_2) \frac{RT}{m} \ln \frac{c_1}{c_2} - \frac{RT}{m} \ln \frac{c_2}{c_1} \\ &= (2n_2 - 1) \frac{RT}{m} \ln \frac{c_1}{c_2} = \left(\frac{2u}{u+v} - \frac{u+v}{u+v} \right) \frac{RT}{m} \ln \frac{c_1}{c_2} \\ &= \frac{u-v}{u+v} \frac{RT}{m} \ln \frac{c_1}{c_2}. \end{aligned}$$

Zu beachten ist, daß bei der thermodynamischen Ableitung vorausgesetzt wurde, daß für die Stromleitung im wesentlichen nur der zugesetzte Elektrolyt in Frage kommt, was bei sehr geringem Gehalt, z. B. der zweiten Phase, an demselben sicher nicht mehr zutreffend ist. Die eigenen Ionen des Lösungsmittels spielen dabei eine entschiedene Rolle. Also trotz der streng thermodynamischen Betrachtungsweise kann die absolute Gültigkeit der Formeln ebenso bezweifelt werden, wie auch der Ausdruck für die Arbeit nur bei idealen gelösten Elektrolyten streng ist. Daß es Fälle gibt, in welchen die Voraussetzungen, die RIESENFELD machte, genügend zutreffen, dürfte durch die Bestimmung der Überföhrungszahl gezeigt sein, wie sich namentlich aus der Arbeit von RIESENFELD und REINHOLD ergibt.

In anderen Fällen sind aber auch nach der obigen Entwicklung stärkere Abweichungen möglich, und namentlich die entgegengesetzte Gleichheit der Potentialsprünge an der Grenzfläche 1, 2 der Konzentrationskette wird nicht ohne weiteres angenommen werden dürfen (vgl. auch später BEUTNER).

2. Untersuchungen von LUTHER.

Zeitlich vor den Versuchen von NERNST und RIESENFELD liegt eine sehr beachtenswerte Untersuchung von ROBERT LUTHER: „Elektromotorische Kraft und Verteilungsgleichgewicht“, bei der zum erstenmal eine besondere thermodynamische Betrachtungsweise angestellt ist, die mutatis mutandis bei den späteren Autoren eine große Rolle spielt und die ich zunächst in extenso mitteile¹⁾.

„Schüttelt man eine wäßrige Zinksulfatlösung mit Äther, so wird eine, wenn auch geringe Menge des Zinksulfates in den Äther übergehen. Läßt man das Gemisch abstehen, so erhält man zwei Schichten die in bezug auf das Zinksulfat im sog. Verteilungsgleichgewicht stehen. Taucht man beiderseits Zinkelektroden ein, so kann man a priori über die Potentialdifferenz Zink/ätherische Lösung nichts aussagen, denn sowohl die Lösungstension, wie die Ionenkonzentration des Zinkes sind in ätherischen Lösungen bisher nicht bestimmt.

Trotzdem kann, ganz unabhängig von jeder speziellen Vorstellung über den Zustand der gelösten Körper und die Ausbildung von Potentialdifferenzen zwischen Metallen und Elektrolyten, allein auf Grund des zweiten Hauptsatzes der Energetik, sofort behauptet werden, daß zwischen den beiden Elektroden keine Potentialdifferenz bestehen darf, daß also die algebraische Summe der drei vorhandenen Potentialsprünge:

Zink/wäßrige Lösung;
wäßrige Lösung/ätherische Lösung;
ätherische Lösung/Zink

gleich Null sein wird. Abb. 332 zeigt das Schema der Versuchsanordnung und der Potentialsprünge.

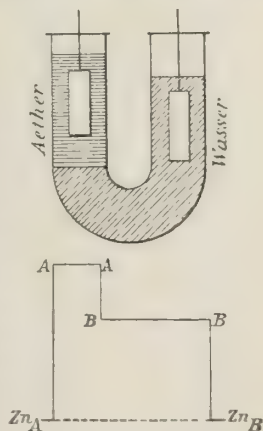
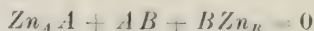


Abb. 332. Schema der Versuchsanordnung und der Potentialsprünge.
(Nach LUTHER.)

¹⁾ LUTHER, R.: Elektromotorische Kraft und Verteilungsgleichgewicht. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 19, S. 529. 1896.

Es muß:



sein. Wäre dies nämlich nicht der Fall, so könnten wir durch metallische Verbindung der beiden Zinkelektroden einen Strom erhalten. Es müßte sich dabei an der einen Zink auflösen, an der anderen niederschlagen. Die ursprüngliche Konzentration der Zinkionen würde daher durch den Strom fortwährend geändert und mithin das Verteilungsgleichgewicht fortwährend gestört werden. Es müßte durch die Trennungsfläche der beiden Lösungen ein ebenfalls fortwährender Ausgleich stattfinden. Mit einem Wort, wir hätten ein perpetuum mobile zweiter Art realisiert, was nach dem zweiten Hauptsatz nicht möglich ist.

Auf ganz analogem Wege lassen sich für eine Reihe verwandter Erscheinungen ähnliche rein energetische Konsequenzen ziehen. Sie sind meines Wissens explizite bisher nicht ausgesprochen worden, und auch auf experimentellem Gebiete liegen keine diesbezüglichen Versuche vor.“

Diese Darlegungen LUTHERS werden in der Folge mehr oder minder modifiziert, doch von verschiedenen Autoren gebraucht. Wir werden sie auch zu einer vereinfachten Darstellung der Verhältnisse an den Phasengrenzen benutzen. Für die Phasenkraft, diphasische elektromotorische Kraft, Phasengrenzpotential, gibt LUTHER eine besondere Ableitung, die sich auf den Begriff der freien Energie von HELMHOLTZ stützt.

Er sagt:

„Betrachten wir der Einfachheit wegen einen binären Elektrolyten. Wir setzen für jede Ionenart die Gleichungen der freien Energie an.

	Lösung A	Lösung B
Kation	$\bar{F}_A^+ + RT \ln c_A$	$\bar{F}_B^+ + RT \ln c_B$
Anion	$\bar{F}_A^- + RT \ln c_A$	$\bar{F}_B^- + RT \ln c_B$

Im Gegensatz zu Nichtelektrolyten können wir bei Ionen die Größen F_A und F_B in Summanden zerlegen.

Die elektrische, mithin freie Energie eines geladenen Körpers hängt nämlich stets von dem Potential des Raumes, in welchem er sich befindet, ab. Transportieren wir die Elektrizitätsmenge $\pm E$ aus dem Innern eines Konduktors, der auf das Potential 0 geladen ist, in das Innere eines anderen Konduktors, der zum Potential $\pm \pi$ geladen ist, so müssen wir die Arbeit $\pm E\pi$ leisten, um ebensoviel nimmt die freie Energie des betreffenden Körpers zu. Die Zunahme der freien Energie ist positiv, wenn E und π das gleiche, negativ, wenn E und π das entgegengesetzte Zeichen haben.

Nennen wir \bar{F}_0 die freie Energie eines Mols Kationen von der räumlichen Konzentration 1 in einer Lösung, in deren Innern und an deren Grenzen das Potential 0 herrscht, so wird dasselbe Mol Kationen bei der gleichen Konzentration im gleichen Lösungsmittel die freie Energie $\bar{F}_0^+ + E\pi$ besitzen, wenn die Lösung zum Potential π geladen wird. In unserer obigen Darlegung kann daher \bar{F}_A^+ durch $\bar{F}_{A_0}^+ + E\pi_A$, \bar{F}_A^- durch $\bar{F}_{A_0}^- - E\pi_A$ ersetzt werden.

Der Wechsel des Vorzeichens tritt aus dem Grunde ein, weil π_A für die Lösung π eindeutig bestimmt ist, E aber für Kationen und Anionen ein verschiedenes Vorzeichen hat.

Unsere Ausdrücke für die freie Energie der vier Molekülgattungen lauten jetzt:

	Lösung A	Lösung B
Kation	$\bar{F}_{A_0}^+ + RT \ln c_A + E\pi_A$	$\bar{F}_{B_0}^+ + RT \ln c_B + E\pi_B$
Anion	$\bar{F}_{A_0}^- + RT \ln c_A - E\pi_A$	$\bar{F}_{B_0}^- + RT \ln c_B - E\pi_B$

Stehen die Lösungen im Verteilungsgleichgewicht, so muß die freie Energie eines Mols jeder Ionenart in beiden Mitteln dieselbe sein. Wir lassen den Index 0 als überflüssig fort und erhalten:

$$\begin{aligned} \bar{F}_A^+ + RT \ln c_A + E\pi_A &= \bar{F}_B^+ + RT \ln c_B + E\pi_B \\ \bar{F}_A^- + RT \ln c_A - E\pi_A &= \bar{F}_B^- + RT \ln c_B - E\pi_B \end{aligned}$$

Subtrahieren wir die untere Gleichung von der oberen, so erhalten wir

$$\bar{F}_A^+ - \bar{F}_A^- + 2E\pi_A = \bar{F}_B^+ - \bar{F}_B^- - 2E\pi_B$$

oder

$$\pi_A - \pi_B = \frac{(\overset{+}{F}_B - \bar{F}_B) - (\overset{+}{F}_A - \bar{F}_A)}{2E}.$$

Es folgt daraus, daß $\pi_A - \pi_B$, d. h. die Potentialdifferenz an der Grenze zweier im Verteilungsgleichgewicht stehender Lösungen desselben Salzes unabhängig von der Konzentration ist (denn rechts stehen lauter Konstanten), aber sowohl von der Natur des Anions wie der des Kations abhängt. Die Gleichung zeigt speziell, daß eine solche Potentialdifferenz durch die Änderung der Differenz $\overset{+}{F} - \bar{F}$ mit dem Lösungsmittel bedingt ist. $\overset{+}{F} - \bar{F}$ ist der Unterschied der freien Energien von je einem Mol Kationen und Anionen bei der gleichen Konzentration in Räumen von gleichen Potentialen. Eine besondere anschauliche Bedeutung scheint dieser Größe nicht zuzukommen.

Addieren wir die beiden Gleichungen:

$$\begin{aligned}\overset{+}{F}_A + RT \ln c_A + E\pi_A &= \overset{+}{F}_B + RT \ln c_B + E\pi_B, \\ \bar{F}_A + RT \ln c_A - E\pi_A &= \bar{F}_B + RT \ln c_B - E\pi_B,\end{aligned}$$

so erhalten wir nach Umstellung

$$2RT(\ln c_A - \ln c_B) = (\overset{+}{F}_B + \bar{F}_B) - (\overset{+}{F}_A + \bar{F}_A),$$

oder

$$\ln \frac{c_A}{c_B} = \frac{(\overset{+}{F}_B + \bar{F}_B) - (\overset{+}{F}_A + \bar{F}_A)}{2RT},$$

oder

$$\frac{c_A}{c_B} = e^{\frac{(\overset{+}{F}_B + \bar{F}_B) - (\overset{+}{F}_A + \bar{F}_A)}{2RT}} = \text{konst.}$$

Daraus folgt, daß das Verhältnis der Ionenkonzentrationen in zwei im Verteilungsgleichgewicht stehenden Lösungen unabhängig von der absoluten Konzentration ist, daß es aber sowohl von der Natur des Kations wie der des Anions abhängt.

Dem undissoziierten Anteil kommt, wie jedem Nichtelektrolyten, ein konstantes Teilungsverhältnis zu. Nennen wir daher das Verhältnis des dissoziierten Anteiles zum undissoziierten den Dissoziationsquotienten, so ergibt sich unmittelbar die Beziehung, daß das Verhältnis des Dissoziationsquotienten in zwei im Verteilungsgleichgewicht stehenden Lösungen unabhängig von der absoluten Konzentration ist. Fragt man nach dem Verhältnis der gesamten (analytischen) Konzentrationen und der Dissoziationsgrade beim Verteilungsgleichgewicht, so erhält man durch eine einfache, aber unübersichtliche Rechnung — die deshalb hier nicht ausgeführt werden soll — das Resultat, daß das Verhältnis der Gesamtkonzentrationen und der Dissoziationsgrade nicht unabhängig von der absoluten Konzentration ist.“

3. Bemerkungen zu dem LUTHERschen Standpunkt, betreffend Potentialdifferenz reversibler Elektroden in zwei im Gleichgewicht stehenden Phasen.

Ich möchte den Leser darauf aufmerksam machen, daß es nicht so einfach ist, sich experimentell von der Richtigkeit des von LUTHER als selbstverständlich vorausgesetzten Verhaltens zweier Zinkstäbe zu überzeugen. Ich habe beispielsweise versucht, die Kombination Zinkpikrat, Wasser und Nitrobenzol daraufhin zu untersuchen. Ich habe gewöhnliches Zink genommen und reinstes Zink Kahlbaum, amalgamiert und nichtamalgamiert, verwandt, Zink mit elektrolytisch abgeschiedener Zinkschicht, sowie Zinkamalgam, und es ist mir bisher nicht gelungen, auf diesem Wege Potentialfreiheit der beiden Zinkelektroden, von denen die eine sich im Wasser, die andere sich im Nitrobenzol befand, zu erzielen. Die Elektroden erschienen zunächst wenig definiert. Es kamen z. B. beim Einsetzen in die Nitrobenzollösung Schwankungen von über 100 Millivolt vor, von zwei anscheinend gleichen Zinkstäben. Man war daher genötigt, das Verhalten zu studieren, statistisch vorzugehen, viele Zinkstäbe nachein-

ander zu untersuchen und deren mittlere Potentialdifferenz zu messen oder auch gleich eine Kette von 20 Elementen herzustellen aus Zink, Zinkpikrat in Nitrobenzol, Zink in Wasser, in der Voraussetzung, daß die individuellen Schwankungen der Zinkstäbe dabei in Wegfall kommen. Eine solche Kette hat pro Element, frisch zusammengestellt resp. nach kurzem Stehen, mindestens 200 Millivolt Spannung, und zwar ging der Strom in der Kette vom Nitrobenzol zum Wasser. Die Kette blieb nicht konstant. Sie sank ab und zeigte bei längerer Beobachtung mehrfache Schwankungen. Aber frisch hat sich in allen Versuchen eine Potentialdifferenz in dem angedeuteten Sinne gezeigt. Mit Silberpikrat und Silberelektroden waren die Potentialdifferenzen erheblich kleiner, am kleinsten — praktisch wohl Null — bei Kupfer und Kupferpikrat. Auch Platin/Jodjodkaliumlösung erwies sich als merklich konstant. Vielfache andere Versuche mit Elektroden erster und zweiter Art, die LUTHER-Forderung zu erfüllen, schlugen fehl. Darunter bisher auch das von LUTHER speziell gewählte Beispiel: Zinksulfat, Wasser, Äther. Trotzdem ist es wohl erlaubt, theoretisch mit den idealen LUTHER-Elektroden zu arbeiten, auch dann, wenn sich solche praktisch gar nicht konstruieren lassen. Mit Wasserstoffelektroden bin ich bisher selbst bei Amylalkohol, Wasser und Salzsäure nicht zum Ziel gekommen, obschon die Salzsäure im Amylalkohol eine gut leitende Lösung bildet¹⁾. Zur Aufklärung der Ursache der Abweichungen der wirklichen Elektroden vom theoretischen Verhalten finden in meinem Laboratorium noch weitere Versuche statt.

4. Theorie von VAN LAAR²⁾.

Die Gleichung

$$\pi_A - \pi_B = \frac{RT}{2\varepsilon} \ln \frac{k^+}{k^-}$$

bekommt man aus den NERNST-RIESENFELDSchen in folgender Weise für den Fall des einwertigen binären Elektrolyten.

Es ist nach NERNST-RIESENFELD

$$E = RT \ln \frac{k^+ \gamma^+}{c^+},$$

$$E = -RT \ln \frac{k^- \gamma^-}{c^-}.$$

Wir addieren die beiden Gleichungen und erhalten

$$E = \frac{RT}{2} \ln \frac{k^+}{k^-}.$$

Daraus ergibt sich also die Formel für binäre einwertige Elektrolyten, die oben gebraucht ist.

Diese Gleichung kann man aus Rücksicht auf einen gerade als Beispiel genannten Elektrolyten natürlich auch zweckmäßig anders schreiben — VAN LAAR nimmt als Beispiel KCl und unterscheidet

$$K_{\text{KCl}}, K_{\text{K}} \text{ und } K_{\text{Cl}},$$

als die Teilungskoeffizienten der Neutralverbindungen und der Ionen. Für KCl würde man also haben

$$E = \frac{RT}{2} \ln \frac{K_{\text{K}}}{K_{\text{Cl}}}.$$

¹⁾ Bei diesen Versuchen hat mich Herr Dr. v. KUJAWA weitgehendst unterstützt.

²⁾ VAN LAAR: Lehrbuch der theoretischen Elektrochemie. Leipzig u. Amsterdam 1907, S. 117ff.

Ich gehe besonders auf diese Formel ein, weil VAN LAAR der erste gewesen ist, der mit Hilfe dieser Formel die Differenz der EMK. zweier Phasengrenzflächen berechnet und angegeben hat, bei denen dasselbe Ion in den Elektrolyten vorkommt (gleichionige Diphaskette).

Denkt man sich nämlich an der einen Seite z. B. KCl an die Phase angrenzend und an der anderen NaCl, so bekommt man für die erste Grenze

$$\frac{RT}{2} \ln \frac{K_K}{K_{Cl}}$$

(bei Benützung derselben Vorzeichen bzw. Teilungskoeffizientendefinitionen wie bei NERNST-RIESENFELD) und für die Fläche, wo Kochsalz ist, ebenso

$$\frac{RT}{2} \ln \frac{K_{Na}}{K_{Cl}}.$$

Will man die gesamten diphasischen Kräfte (unter Vernachlässigung der monophasischen Kräfte) dieser Kette haben, so muß man von dem ersten log den zweiten abziehen, und wir erhalten: die Potentialdifferenz ist, da sich die K_{Cl} aufheben,

$$E = \frac{RT}{2} \ln \frac{K_K}{K_{Na}}.$$

Ganz dieselbe Differenz erhält man auch, wenn man statt KCl und NaCl KNO_3 und $NaNO_3$ nimmt. Man hat also das Resultat

$$\Delta_{KCl} - \Delta_{NaCl} = \Delta_{KNO_3} - \Delta_{NaNO_3}.$$

In verdünnten Lösungen — sagt daher VAN LAAR — besitzt die Größe Δ einen fast vollkommen additiven Charakter.

Selbstverständlich ist dieses Resultat für jedes gemeinsame Anion und analog jedes gemeinsame Kation richtig, zunächst in einem Bereich, in welchem die spezifischen Teilungskoeffizienten der Ionen als konstant betrachtet werden können und — wie ich mit Rücksicht auf das Spätere hinzufügen will — sofern die Konzentrationen der binären Ionen noch groß sind gegen die Konzentrationen der Ionen des Lösungsmittels¹⁾.

VAN LAAR hat noch einige andere höchst merkwürdige Beziehungen angegeben, und zwar mit Hilfe des totalen thermodynamischen Potentials eines Gemischs von verschiedenen Stoffen auf der einen Seite und der VAN DER WAALSschen Zustandsgleichung für Flüssigkeiten auf der anderen. Ich teile nur das Resultat mit. Er bekommt

$$K_{KCl} \approx \sqrt{K_K \cdot K_{Cl}}$$

in Worten: der Teilungskoeffizient der Neutralverbindung ist annähernd gleich dem geometrischen Mittel aus dem spezifischen Teilungskoeffizienten der Ionen. Ferner findet er, daß $\alpha_a \sim \alpha_b$ ist, wobei α den Dissoziationsgrad bezeichnet. Er erhält also das von WALDEN experimentell gefundene merkwürdige Resultat, daß die Dissoziationsgrade von gesättigten Lösungen eines nämlichen Elektrolyten in verschiedenen Lösungsmitteln gleich sind.

Man kann von diesem letzteren WALDENSchen Satze als von einer Erfahrungstatsache ausgehen, in Kombination mit den oben schon von LUTHER abgeleiteten Beziehungen, daß die Verhältnisse der Dissoziationsquotienten bei verdünnten Lösungen, unabhängig von der Konzentration, einen nahezu kon-

¹⁾ Diese letztere Bemerkung findet sich nicht bei VAN LAAR, aber, wie man sehen wird, ist sie wichtig.

stanten Wert in zwei aneinandergrenzenden Phasen besitzen; also kann man von der Formel

$$\frac{1 - \alpha_a}{\alpha_a} : \frac{1 - \alpha_b}{\alpha_b} = \frac{K_{KCl}}{\sqrt{K_K \cdot K_{Cl}}}$$

ausgehen. Kombiniert man nun diese letztere Formel mit $\alpha_a \sim \alpha_b$, gültig wenigstens für gesättigte Lösung, so erhält man zunächst für diese und jedenfalls für sehr viele Elektrolyte

$$K_{KCl} \cong \sqrt{K_K \cdot K_{Cl}}.$$

Wir werden von dieser merkwürdigen Beziehung bei der Diskussion, namentlich der BEUTNERSchen Resultate, Gebrauch machen.

5. Theorieansätze von ABEL.

ABEL¹⁾ hat noch im Jahre 1906 die Standpunkte von LUTHER und von NERNST-RIESENFELD miteinander kombiniert und zur Bearbeitung einer Beziehung zwischen den spezifischen Verteilungskoeffizienten der Kationen und den Lösungstensionen benützt (für Metalle). Er gibt folgende thermodynamische Ableitung:

$$„E = \frac{RT}{m} \ln \frac{C_I}{\bar{c}_I} + n_{II} \frac{RT}{m} \ln \frac{k_K \bar{c}_I}{\bar{c}_{II}} + (1 - n_{II}) \frac{RT}{m} \ln \frac{\bar{c}_{II}}{k_A \bar{c}_I} + \frac{RT}{m} \ln \frac{\bar{c}_{II}}{C_{II}} = 0.$$

Da zwischen den elektrolytischen Gleichgewichtskonstanten K_I und K_{II} des Elektrolyten in I und II die Relation besteht:

$$K_{II} = K_I \frac{k_K k_A}{k},$$

wenn mit k der Verteilungskoeffizient des undissoziierten Anteils bezeichnet wird, so ist:

$$\frac{1}{k_A} = \frac{K_I}{K_{II} k} k_K = \frac{(\bar{c}_I)^2}{(\bar{c}_{II})^2} k_K$$

und daher:

$$\frac{RT}{m} \ln \frac{C_I}{\bar{c}_I} + \frac{RT}{m} \ln \frac{k_K \bar{c}_I}{\bar{c}_{II}} + \frac{RT}{m} \ln \frac{\bar{c}_{II}}{C_{II}} = 0.$$

Somit folgt die Beziehung:

$$\frac{C_I}{C_{II}} k_K = 1 \quad \text{oder} \quad C_{II} = C_I k_K.$$

Hier findet sich auch zuerst die Vorstellung der Elektrodenmetalle als Lösungsmittel ihrer Metallionen, wodurch die drei Potentialsprünge bei der LUTHERschen Kombination in eine gewisse Analogie gebracht werden.

Als Autoren für diesen Gedanken führt ABEL H. GOLDSCHMIDT und R. VON LIEBEN an. Er fährt dann fort:

„Man erkennt, daß die fast unbegrenzte Zahl der experimentellen Bestätigungen der NERNSTschen Potentialformel in wäßrigen Lösungen als ebenso viele zwingende Gründe für die Annahme spezifischer Teilungskoeffizienten der Ionen angesehen werden muß, wenn anders man nicht der wäßrigen Phase gegenüber allen nichtwäßrigen Phasen eine in dieser Beziehung durch nichts gerechtfertigte Ausnahmestellung einräumen wollte.“

Denn bei Verwerfung dieser Annahme würde für die in die NERNSTsche Formel eingehenden, als Lösungstensionen (z. B. der Metalle) bezeichneten Integrationskonstanten aus obiger thermodynamischer Überlegung die Beziehung:

$$C_{II} = C_I \left] \frac{\bar{K}_{II}}{\bar{K}_I} k \right.$$

folgen, woraus dann zumindest für eine der beiden Phasen eine bei Vergleich mit den Erfahrungen in wässrigen (verdünnten) Lösungen höchst unwahrscheinliche und durch nichts begründete Abhängigkeit der Integrationskonstanten von der spezifischen Art des Anions,

¹⁾ ABEL: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 56, S. 612.

also von der Natur des in Lösung befindlichen Elektrolyten folgen würde. Daß dann überhaupt für alle nichtwässrigen oder nicht rein wässrigen Lösungsmittel jeder zureichende Grund für die Vorstellung dieser nun nur noch Elektrolytkonstanten als der elektrolytischen Lösungstensionen des betreffenden katiogenen Bestandteils entfallen würde, ist klar. Mit gleicher Beweiskraft schließt also allgemein die vollinhaltliche Übertragung der NERNSTschen Formel für das Potential Metall/Metallionenlösung auf nichtwässrige Phasen implizite die Annahme der Ausbildung von Potentialdifferenzen (elektrische Doppelschichten) an der Grenzfläche beschränkt mischbarer, verschiedenphasiger Lösungen in sich. Ihr Bestehen, also auch das Vorhandensein spezifischer Teilungskoeffizienten der Ionen ist mit dem experimentellen Nachweise der Unabhängigkeit des Potentials von dem anionogenen Bestandteil des gelösten Metallsalzes erwiesen. — Für in bezug auf das Anion reversible Elektroden gelten die analogen Beziehungen.“

Es ist sehr bemerkenswert, daß derselbe Autor im Jahre 1924¹⁾ unter einfachen Annahmen zu dem Resultat kommt, daß ein Phasengrenzpotential überhaupt nicht existiert, sondern daß der Potentialsprung nur abhängt von der Natur der beiden Phasen. Er gibt folgende Zusammenfassung.

„Es wird gezeigt, daß bei Verteilung von Elektrolyten zwischen zwei beschränkt mischbaren Lösungsmitteln das thermodynamische Potential an der Phasengrenze konstant, d. h. unabhängig von Elektrolytart und Elektrolytkonzentration sein muß. Die effektiven Ionenverteilungskoeffizienten bei gegebenem Lösungsmittelpaar müssen für alle Ionen, die (sog.) spezifischen Ionenverteilungskoeffizienten für alle gleichwertige, gleichsinnige Ionen gleich sein. Darüber hinaus wird plausibel gemacht, daß die spezifischen Ionenverteilungskoeffizienten für *alle* Ionen gleich sind, wodurch sie mit den effektiven zusammenfallen, und daß demnach die relative Stellung aller Elemente in bezug auf ihre Edelheit vom Medium unberührt bleibt, der nach obigem konstante Betrag des Verteilungspotentials *Null* ist, ein thermodynamisches Phasengrenzpotential nicht existiert.“

In einem Nachtrag zu dieser Arbeit sagt ABEL²⁾, daß er von Herrn GROSS darauf aufmerksam gemacht wurde, daß seine Voraussetzung, daß „bei unendlicher Verdünnung Mischungsverteilungsgleichgewichte praktisch aus der Zusammenlegung der entsprechenden Einzelverteilungsgleichgewichte resultieren, nicht allgemein zuzutreffen braucht“. Er bittet die Fachgenossen, fernerhin den Schlußfolgerungen, zu denen er gelangt sei, „vorerst nur die logisch gewiß naheliegende *Annahme* einer derartigen additiven Verteilungseinstellung in unendlicher Verdünnung zugrunde zu legen, wobei die Berechtigung zu dieser Annahme eigens dahin abzielenden Untersuchungen vorbehalten bleibe“. Ich werde an einer späteren Stelle auf die ABELSchen Abhandlungen zurückverweisen. Jedenfalls sind die bei ABEL zutage tretenden Widersprüche zwischen der ersten und der 20 Jahre späteren Abhandlung geeignet, scheinbar zwingenden Schlußfolgerungen aus thermodynamischen Annahmen Bedenken bzw. Skepsis entgegenzubringen. Mir scheint zwischen den beiden Abhandlungen des Autors ein vorläufig durch ihn noch nicht überbrückter Widerspruch zu bestehen.

6. Versuche CREMERS aus dem Jahre 1906.

Im Jahre 1903 übernahm ich die Bearbeitung der allgemeinen Nervenphysiologie im NAGELSchen Handbuch der Physiologie. Die bis dahin vorgebrachten Theorien über die Ursache der elektrophysiologischen Erscheinungen hatten für mich namentlich deshalb etwas sehr Unbefriedigendes, weil sie einerseits theoretisch nicht genügend durchsichtig waren und andererseits eine natürliche stetige Abänderung der beobachteten Potentiale vermissen ließen. In den Arbeiten NERNST, NERNST und RIESENFELD und LUTHER fand ich nun alles, was für eine Darstellung und erste Versuche notwendig erschien.

¹⁾ Jubelband für NERNST: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 110, S. 597.

²⁾ ABEL: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 112, S. 206.

Zunächst behandelte ich von dem durch diese Arbeiten gegebenen Standpunkte in meiner Abhandlung über die Ursachen der elektromotorischen Eigenschaften der Gewebe, zugleich ein Beitrag zur Lehre von den polyphasischen Elektrolytketten¹⁾, eine Reihe von einfachen theoretischen Fällen.

Im Falle A betrachtete ich zunächst eine einfache semipermeable Membran zwischen zwei verschiedenen, gleichkonzentrierten wäßrigen Lösungen einwertiger binärer Elektrolyte.

Die Kette besteht aus Elektrolyt 1 in Lösungsmittel 1, Lösungsmittel 2, Elektrolyt 2 wiederum in Lösungsmittel 1. Man denke sich etwa Chlorkalium in Wasser, Phenol, Bromnatrium in Wasser. Welche elektromotorischen Kräfte treten in dieser Kombination auf?

Aus dem Vorhergehenden schon ist klar, daß an der Grenze als diphasische Kräfte die schon von NERNST aus den Teilungsverhältnissen der Ionen erklärten Kräfte in Betracht kommen. Außerdem aber haben wir im fremden Lösungsmittel eine einfache Diffusionskette vor uns, die nach den NERNST-PLANCKSchen Formeln berechnet werden kann.

Da wir im fremden Lösungsmittel die Wanderungsgeschwindigkeiten nicht kennen und man über dieselben zunächst alle möglichen Annahmen zulässig erachten kann, so ergibt sich sofort aus der PLANCKSchen Formel

$$\pi = 0,0577 \log_{10} \frac{u_1 + v_2}{u_2 + v_1} \quad \text{für } 18^\circ \text{ C,}$$

daß hier jede beliebige elektromotorische Kraft a priori möglich erscheint. Hierbei wird angenommen, daß die diphasischen Kräfte zunächst vollständig verschwinden; entweder sich gegenseitig aufheben oder beiderseitig überhaupt Null sind. Man kann aber diesem Fall auch einen zweiten Unterfall gegenüberstellen, indem man die Diffusionskette im Innern des zweiten Lösungsmittels = 0 werden läßt, was im einfachsten Falle dann erfolgt, wenn man die einzelnen Wanderungsgeschwindigkeiten alle gleich sein läßt. Dann können die diphasischen elektromotorischen Kräfte noch jeden Potentialsprung erklären, was ich mit Hilfe der von LUTHER entwickelten Formeln am einfachsten zeigen konnte.

Da von vielen späteren Forschern meine Ansichten falsch aufgefaßt wurden, will ich die Stelle im Original hier hersetzen:

„Dem erst betrachteten Fall, in welchem also nur eine osmotische elektromotorische Kraft wirksam ist, werden wir nun leicht durch Verfügung über die Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen im Zwischenmedium einen zweiten Unterfall gegenüberstellen, bei welchem die osmotische oder diffusionselektromotorische Kraft der Kette Null ist und einzig und allein die diphasischen elektromotorischen Kräfte wirksam sind. Wir brauchen zu diesem Zwecke nur anzunehmen, daß $u_1 \cdot C_1 + v_2 \cdot C_2 = u_2 \cdot C_1 + v_1 \cdot C_1$ sei, oder einfacher, daß $u_1 = u_2 = v_1 = v_2$, wobei C_1 und C_2 die Konzentration der Elektrolyten in dem zweiten Lösungsmittel bedeuten soll.

Es ist dann nach den NERNST-PLANCKSchen Formeln die osmotische elektromotorische Kraft der Kombination im Innern des zweiten Lösungsmittels = 0. Auch jetzt kann, rein theoretisch gesprochen, die Kette noch jeden beliebigen in der Elektrophysiologie beschriebenen Potentialsprung erklären.“

Nach Darstellung der LUTHERschen Formel fahre ich dann fort:

„Wir erhalten also das Resultat: eine entsprechende (semipermeable) Membran zwischen verschiedenen Lösungsmitteln bewirkt unter Umständen eine beliebige Potentialdifferenz dieser beiden Lösungen, die nur in Verschiedenheit der Teilungskoeffizienten und nicht der Wanderungsgeschwindigkeiten, d. h. nicht im osmotischen Druck im gewöhnlichen Sinne begründet ist, also einen rein diphasischen Charakter trägt.“

¹⁾ Zeitschr. f. Biol. Bd. 47, erschienen Anfang 1906. Diese Abhandlung wurde geschrieben, weil die originale Darstellung im Nagelschen Handbuch, wie sich damals voraussehen ließ, noch nicht so bald erscheinen würde.

Im Anschluß hieran diskutiere ich den Fall der Doppelmembran, in welchem eine sehr dünne Schicht eines abweichenden Elektrolyten von zwei Membranen eingefafßt wird, die ihrerseits an dieselbe Gewebsflüssigkeit grenzen. Es wird gezeigt, daß eine solche Membran auch in amikroskopischen Dimensionen jeden beliebigen Potentialsprung, der beobachtet wird, im Prinzip zu erklären geeignet ist. BEUTNER hat solche Versuche mitgeteilt (s. später). Neuerdings hat Herr ITO in meinem Laboratorium einige interessante Beispiele zu dieser Doppelmembrantheorie beobachtet.

Dem Fall A setze ich den Fall B gegenüber: Einfache semipermeable Membran zwischen verschiedenen konzentrierten Lösungen desselben Elektrolyten. Hier fallen im idealen Falle die diphasischen Kräfte weg, indem sie sich, wenn sie vorhanden sind, entsprechend den Annahmen von NERNST und RIESENFELD, aufheben; man erhält also für die elektromotorische Kraft

$$\pi = \frac{u-v}{u+v} \cdot 0,0577 \log_{10} \frac{c_2}{c_1}.$$

Dieser Fall ist besonders dann interessant, wenn die Wanderungsgeschwindigkeit, sei es des Kations oder des Anions, in der Membran 0 wird. Die Formel wird dann einfach

$$\pi = \pm 0,0577 \log_{10} \frac{c_2}{c_1}.$$

BERNSTEIN war schon in seiner Membrantheorie zu ihr geführt worden; allerdings war BERNSTEIN sich der von ihm gemachten Voraussetzungen offenbar nicht bewußt: beispielsweise, daß die Konzentration (am Querschnitt) im Muskel und in der Umspülungsflüssigkeit dieselbe bleibt, was jedenfalls nicht ohne weiteres richtig zu sein braucht. Ferner ist ihm nicht klar gewesen, daß er stillschweigend annahm, die diphasischen elektromotorischen Kräfte seien gleich Null. Abgesehen von diesen Einschränkungen läßt sich dieser Fall möglicherweise auf manche Membranen anwenden, und ich will gleich hier bemerken, daß es selbstverständlich ganz gleichgültig ist, wodurch die geringe Wanderungsgeschwindigkeit in der Phase bedingt ist, um mathematisch zu demselben Resultat zu kommen; eine ganz analoge Bemerkung gilt auch für den betrachteten Fall A.

Würde es möglich sein, das eine Ion durch engere Poren langsamer sich bewegen zu lassen und nicht nur die Beweglichkeit vollständig aufzuheben, so könnte man natürlich auch hier allerlei Übergänge zu der Impermeabilität haben.

Die NERNST-RIESENFELDSche Vorstellung erlaubt aber hier nach meiner Ansicht in viel plausiblerer Weise eine stetige Annäherung. Doch kommen wir später nochmals auf diese Frage zurück.

Fall C, der nun folgt, betrifft: einfache semipermeable Membran zwischen zwei gleich konzentrierten Lösungen eines Elektrolyten 1, auf einer Seite verunreinigt mit Elektrolyt 2; und Fall D: einfache semipermeable Membran zwischen gleich konzentriertem Elektrolyt 1 in wäßriger Lösung, auf der einen Seite mit Elektrolyt 2, auf der anderen Seite noch mit Elektrolyt 3 „verunreinigt“.

In allen diesen Fällen wird die Möglichkeit erörtert, daß mit sehr minimalen Mengen Substanz sehr große elektromotorische Kräfte auftreten können.

CREMERS Untersuchungen über die Glasketten.

Bei meinen oben zitierten Versuchen habe ich mich nicht nur auf flüssige Phasen beschränkt, sondern auch feste Phasen in den Kreis der experimentellen Betrachtungen gezogen. Die ältere Literatur habe ich zwar dargestellt, will aber ausdrücklich bemerken, daß nicht etwa die Versuche von HELMHOLTZ mich

zu Versuchen mit Glasmembranen veranlaßt haben, wie es FREUNDLICH¹⁾ zu glauben scheint. HELMHOLTZ hat einmal bei Untersuchungen über Rückstandsbildungen an Leidener Flaschen in einem DANIELLSchen Element an Stelle der porösen Scheidewand eine Glaswand eingeschoben. Mit keinem Worte ist in den betreffenden Abhandlungen von elektromotorischer Kraft zwischen dem Glase und den Flüssigkeiten die Rede. Und zum Zwecke des Studiums solcher elektromotorischen Kräfte waren diese Daniell-Elemente mit dünner Glaszwischenwand nicht konstruiert. Der Gedanke, daß das Glas als Scheidewand zwischen zwei Flüssigkeiten unter Umständen zu einer recht erheblichen gesamten elektromotorischen Kraft führen könnte, ist HELMHOLTZ offenbar bei dieser Gelegenheit nicht gekommen, und jedenfalls sind die Versuche nicht zur Prüfung einer solchen Möglichkeit angesetzt worden.

Ich hatte die richtige Vermutung, daß, wenn man sehr dünne Membrane fester, schwer leitender Stoffe auf irgendeine Weise herstellen könnte, sie zu unter Umständen bemerklichen elektromotorischen Kräften in relativ einfachen Ketten Veranlassung geben könnten. Sollte eine solche Membran keine Risse haben, so mußte sie aus einem relativ starren Stoff bestehen, und im Zusammenhange damit kamen mir die Kugeln ins Gedächtnis, welche die Glasbläser beim Aneinandersetzen von Glasröhren zu blasen pflegen; ich beschloß daher, mit diesen Kugeln Experimente zu machen. Erst später suchte ich sorgfältig in der Literatur, wie weit man Glaswände schon ungefähr ähnlich angewandt hätte. Diese nachträgliche gewissenhafte Angabe der Literatur hat man, wie es scheint, falsch gedeutet.

Meine Glasketten wurden folgendermaßen zusammengestellt:

In einem großen geräumigen Becherglase befand sich die Außenflüssigkeit, im Anfange der Versuche physiologische Kochsalzlösung (0,6proz.). In diese tauchte von einer unpolarisierbaren Elektrode her ein Glasrohr, das mit derselben Flüssigkeit gefüllt war. Meine unpolarisierbaren Elektroden waren damals in der Regel Zink-Zinksulfat-Elektroden. Das Zinksulfat wurde allgemein irgendwie durch physiologische Kochsalzlösung, manchmal auch durch konzentrierte Chlorkaliumlösung mit der Kettenflüssigkeit verbunden. In das Becherglas wurde nun ein Glasrohr hineingesetzt, das unten zu einer ganz dünnen Kugel ausgeblasen war. Die Wandung hatte an einzelnen Stellen $\frac{1}{100}$ mm Dicke, vielleicht auch noch weniger. Die von mir benutzten Glaskolben waren ziemlich geräumig und enthielten ungefähr $\frac{1}{2}$ Liter Flüssigkeit. Sie wurden im Anfange der Versuche ebenfalls mit derselben physiologischen Kochsalzlösung gefüllt und durch einen Heber mit physiologischer Kochsalzlösung zu einer, der ersten angewandten unpolarisierbaren Elektrode entsprechenden zweiten Elektrode geführt (s. Abb. 333).

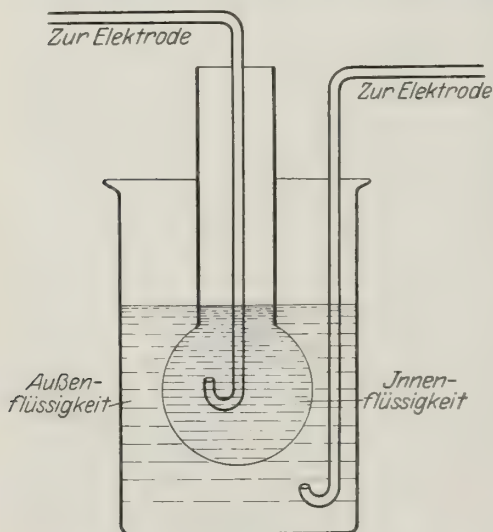


Abb. 333. CREMERS Glaskette 1906.

war dieselbe aber auch so minimal, daß sie nicht festgestellt werden konnte. Auf jeden Fall trat aber eine solche Differenz auf, wenn man saure oder alkalische Flüssigkeiten an Stelle der physiologischen Kochsalzlösung als Außenflüssigkeit anwandte. Die Größe der EMK. war erheblich und betrug bei Ersatz

Auf diese Weise wurde konstatiert, ob eine Potentialdifferenz dieser symmetrischen Anordnung vorhanden war. Manchmal war das der Fall, manchmal

¹⁾ FREUNDLICH, H.: Kapillarchemie. 2. Aufl. Leipzig 1922, S. 339.

der physiologischen Kochsalzlösung durch $n/_{10}$ -Schwefelsäure 230 mV und bei $n/_{100}$ -Schwefelsäure 190 mV gegenüber dem Anfangszustand. Der Strom ging aus der Säure ins Glas, wenn man sich die Kette geschlossen vorstellt. Nicht genauer bestimmte Säure außen und Alkali innen, Größenordnung vielleicht $\frac{1}{1000} - \frac{1}{100}$ normal, ergab 550 mV. Ich war damals geneigt, die Glasmembran als einen Fall einer BERNSTEINSchen Membran aufzufassen, bei der sich im wesentlichen nur die Kationen, d. h. hier speziell nur die H-Ionen, bewegten, und es lag mir durchaus nahe, die oben erwähnte und abgeleitete BERNSTEINSche Formel zugrunde zu legen, d. h. den Ausdruck $E = 0.0577 \log_{10} c_1/c_2$, worin c_1 und c_2 die Konzentrationen der H-Ionen bedeuten. Ich habe diesen Gedanken nur angedeutet, aber nicht explizite ausgesprochen, schon deshalb nicht, weil ich ihn einer genauen experimentellen Prüfung unterziehen wollte und auch die Möglichkeit diphasischer Kräfte nicht ausschließen konnte. Aber ich lege doch einigen Wert darauf, daß schon aus meinen Zahlen die angenäherte Richtigkeit der Formel sich dartun läßt. Physiologische Kochsalzlösung hat ungefähr die H-Ionenkonzentration, die dem Gehalte der atmosphärischen Luft an Kohlensäure entspricht. Jedenfalls ist sie erheblich saurer als $P_H = 7$. Man bestimmte sie von verschiedenen Seiten zu etwa 5,8. Setzt man dies sinngemäß in die Formel ein, so erhält man rund 260 mV gegen 230 uncorr. bzw. gegen 250 korr. Die Korrektur muß für die Grenze physiologische Kochsalzlösung gegen $n/_{10}$ Schwefelsäure eingesetzt werden. Und ein ähnlicher Wert ergibt sich aus dem Versuch mit $n/_{100}$ -Schwefelsäure.

Ich betone das ausdrücklich, weil sich die Bemerkung findet, daß meine Versuche mehr qualitativer Art gewesen seien¹⁾. Meine Vermutung, daß der Potentialsprung Säure—Glas—Lauge sich dem Voll-Volt *nähere*, ist in der Folge bestätigt worden.

Ehe ich noch die Zeit gefunden hatte — ich befand mich damals unter äußerst schwierigen äußeren Bedingungen —, die beabsichtigte genaue quantitative Durcharbeitung dieses Gebietes in Angriff zu nehmen, wurde die Aufmerksamkeit HABERS durch den Physikochemiker ROTHMUND auf diese Versuche gelenkt. HABER nahm in der irrtümlichen Meinung, daß ich selbst an der genauen quantitativen Erforschung des Gebietes nicht interessiert sei, die Untersuchung auf und fand die obige Formel sehr annähernd bestätigt. In einer Beziehung vereinfachte HABER meine Anordnung, indem er aus dem Innern der Kolben heraus — er wandte übrigens auch viel kleinere Kolben an — nicht mit unpolarisierbarer Elektrode, sondern mit einem Platindraht ableitete. Von HOROVITZ ist später darauf aufmerksam gemacht worden, daß damit ein Fehler in die Bestimmungen der Potentialdifferenz eingeführt wurde. HOROVITZ und seine Schüler kehrten auch zu einer Methode zurück, die mehr mit der meinigen ursprünglichen übereinstimmte. Trotzdem werden die Ketten gewöhnlich die HABERSchen Glasketten genannt. Gewiß, HABER setzte der äußeren Flüssigkeit kubikzentimeterweise Alkali oder Säure zu, während ich mich nicht einer Bürette, sondern einer Pipette bediente.

Das größte Interesse konzentriert sich auf die Theorie, die HABER zu den Erscheinungen lieferte und die wir mit Rücksicht namentlich auf die Versuche von BEUTNER eingehend besprechen müssen.

Zunächst möchte ich aber noch über meine eigenen Versuche an diphasischen Ketten mit flüssiger Phase berichten, die ich der Kürze halber als eigentliche diphasische Ketten bezeichnen will.

¹⁾ HABER u. KLEMENSIEWICZ: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 67, S. 409. 1909.

Versuche CREMERs an eigentlichen diphasischen Ketten.

Abgesehen von den durch CREMER gefundenen Glasketten, deren Eigenschaften Physiker und Physikochemiker noch fortgesetzt beschäftigen [vgl. neuerdings HOROVITZ und seine Mitarbeiter¹⁾], hat CREMER auch eine Reihe von Versuchen mit mehreren zweiten Phasen gemacht, aber in seiner Abhandlung²⁾ nur jeweils *einen* Versuch ausführlicher mitgeteilt. Ich hebe das hervor, um der Darstellung in der Literatur zu begegnen, die den Eindruck macht, als hätte CREMER sich mit einem oder zwei einzelnen Versuchen begnügt.

Als Elektrolyt verwandte CREMER in den meisten Fällen Pikrinsäure, und man kann heute sagen, daß die Wahl dieser Säure besonders glücklich war: sie ist bekanntlich in wäßriger Lösung eine „starke“ Säure und geht andererseits leicht in die verschiedenen Lösungsmittel über unter Erhöhung von deren Leitfähigkeit; sie hat ferner den Vorzug, daß sie als gefärbte Substanz leicht erkennbar ist. Zuerst machte CREMER Versuche mit Phenolketten. Er sagt (S. 595):

„Stellt man irgendwie eine symmetrische und daher stromlose Flüssigkeitskette her und schaltet an irgendeiner Stelle Phenollösungen ein, so bekommt man im allgemeinen eine meßbare elektromotorische Kraft.“

Die elektromotorischen Kräfte erscheinen in analogen Versuchen um so stärker, je größer die Konzentrationsunterschiede der beiden Lösungen sind, zwischen die das Phenol eingeschoben ist, im allgemeinen also am stärksten, wenn man gewöhnliches destilliertes Wasser verwendet. (Mit diesem, nicht mit Leitfähigkeitswasser, habe ich meine Versuche angestellt.)

So ergab mir die Kette: Wasser gesättigt mit Pikrinsäure und Phenol — Phenol gesättigt mit Pikrinsäure und Wasser — Phenol gesättigt mit Wasser — Wasser gesättigt mit Phenol — Wasser gesättigt mit Pikrinsäure und Phenol —, eine elektromotorische Kraft von 56 Millivolt. Der Strom ging vom Wasser ins Phenol.“

Wichtiger erwiesen sich aber noch in der Folge die Versuche, die CREMER mit Nitrobenzol und Pikrinsäure anstellte. Namentlich hat das Nitrobenzol sich auch in der Folgezeit als ein günstiges Mittel insofern erwiesen, als es — wenigstens in sehr vielen Fällen — bei ähnlichen Ketten die weitaus höchsten elektromotorischen Kräfte zu liefern pflegt. Auch hier hat CREMER eine Anzahl anderer Ketten, auch solche mit reiner Pikrinsäure, untersucht und dieselben nur angedeutet, nicht einzeln ausgeführt. Mitgeteilt wurde folgende spezielle Kette (S. 605):

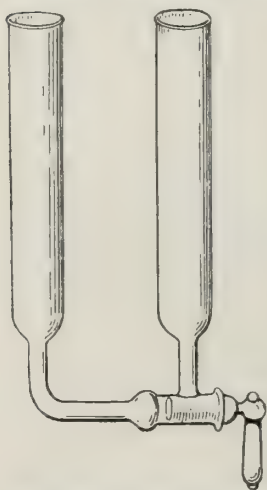


Abb. 334. (Erklärung im Text.)

„Zink in Zinksulfatlösung — physiologische Kochsalzlösung 0,6proz., gesättigt mit Nitrobenzol — physiologische Kochsalzlösung gesättigt mit Nitrobenzol und Pikrinsäure — Nitrobenzol gesättigt mit Pikrinsäure und physiologischer Kochsalzlösung — Nitrobenzol gesättigt mit physiologischer Kochsalzlösung — physiologische Kochsalzlösung gesättigt mit Nitrobenzol — Zink in Zinksulfatlösung.“

Um diese Kette zusammenzustellen, verfährt man zweckmäßig so, daß man den Zapfenhahn (vgl. das benutzte U-Rohr) so dreht, daß keine Kommunikation zwischen den beiden Schenkeln stattfinden kann. Dann füllt man in den linken Schenkel eine genügend erscheinende Menge des mit Pikrinsäure und physiologischer Kochsalzlösung gesättigten Nitrobenzols ein, gießt in den rechten Schenkel nur so viel mit physiologischer Kochsalzlösung gesättigten Nitrobenzols, daß die Flüssigkeiten in beiden Schenkeln ungefähr gleich hoch stehen. Sie brauchen nur in den unteren erweiterten Teil hineinzureichen. Alsdann schiebt man im linken Schenkel physiologische Kochsalzlösung, die mit Pikrinsäure und Nitrobenzol gesättigt ist, auf und im rechten Schenkel nur physiologische Kochsalzlösung, die mit Nitrobenzol gesättigt ist. In die oberen Schenkel

¹⁾ HOROVITZ: Zeitschr. f. Physik Bd. 15, S. 369. 1923; Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 115, S. 424.

²⁾ CREMER: Zeitschr. f. Biol. Bd. 47, S. 562. 1906.

tauchen dann von oben Glasröhren, die unten in kleinerem Maßstabe U-förmig gekrümmt und mit physiologischer Kochsalzlösung, die mit Nitrobenzol gesättigt ist, gefüllt sind. Sie führen in geeigneter Weise zum Zink in Zinksulfatlösung.“

„Hat man nun so eine Kette zusammengestellt, die Verbindung mit dem Galvanometer hergestellt und dreht jetzt den Zapfenhahn, wodurch die beiden Nitrobenzollösungen in Berührung kommen, so kann man in der ersten Minute (wie es scheint nicht unmittelbar nach dem Aufdrehen des Hahnes) Potentialdifferenzen beobachten, die über 100 Millivolt liegen, und zwar ist der Strom merkwürdigerweise so gerichtet, daß er innerhalb des Nitrobenzols von dem säurefreien zum säurehaltigen Kochsalz fließt.

Es ist zwar nicht möglich, etwas Sicheres auszusagen über die verteilungselektromotorischen Kräfte im engeren Sinne, die an der Berührungsfläche zwischen wäßriger Lösung und Nitrobenzol auftreten, aber das bei allen Ketten mit Nitrobenzolkpikrinsäure so ziemlich wiederkehrende Resultat liegt in der Richtung, als ob das H-Ion langsamer wandere als das Anion innerhalb der Nitrobenzollösung. Indessen will ich mit einer positiven Behauptung sehr vorsichtig sein, da — wie aus dem theoretischen Teil im allgemeinen erhellt — noch andere Eventualitäten in Frage kommen. Möglicherweise (besondere Versuche müssen hier erst die Entscheidung bringen) ist die in Nitrobenzol enthaltene Substanz nicht eigentlich Pikrinsäure, sondern ein Additionsprodukt zwischen Pikrinsäure und Nitrobenzol. Aber auch dann ist die Richtung der elektromotorischen Wirksamkeit der Kette recht auffallend.“

Der Sinn dieser letzteren Stelle ist vielfach von späteren Autoren mißverstanden worden. Ich muß sie daher etwas umschreiben. Unter den verteilungselektromotorischen Kräften im engeren Sinne sind die diphasischen Kräfte verstanden. Ich stellte also schon damals fest, daß es sich möglicherweise um diphasische Kräfte handelt, die hier in Frage kommen. Nur versuchte ich auch eine monophasische Deutung der Kette zu geben: dann müßte man annehmen, daß das H-Ion langsamer wandere als das Anion. Ich lehnte es aber durchaus ab, wie dem objektiven Leser wohl klar ist, eine positive Behauptung in dieser Beziehung aufzustellen.

Obschon nun aus dem ersten Teil meiner Arbeit gar kein Zweifel ist, daß ich den diphasischen Kräften eine ebenso große Rolle bei der Erklärung der physiologischen Erscheinungen zuzuschreiben geneigt war wie den monophasischen, hat BEUTNER aus dieser mißverstandenen Stelle die Sache so dargestellt, daß er fortwährend jeden monophasischen Deutungsversuch als Theorie CREMER, im Gegensatz zur Theorie HABER, der mit diphasischen Kräften rechnet, bezeichnet. Dies ist falsch und irreführend.

Ich glaube heute auf Grund neuerer, in meinem Laboratorium angestellter Versuche, daß in der Tat bei den damaligen Pikrinsäureversuchen in der Hauptsache diphasische Kräfte wirksam waren. Die ersten, bisher nicht veröffentlichten Versuche, die ich habe anstellen lassen, waren z. B. solche, die Wanderungsgeschwindigkeit im Nitrobenzol festzustellen (ENDO). Die Versuche ergaben jedenfalls das Resultat, daß von einer derartigen Differenz der Wanderungsgeschwindigkeiten, wie man sie erwarten müßte, um diese auffallende Richtung der elektromotorischen Kraft zu erklären, nicht die Rede sein kann.

Ich habe in anderer Weise noch später gezeigt, daß es sich im wesentlichen hier um diphasische Kräfte handelt (s. später). Aber andererseits war der Gedanke durchaus nicht so absurd in der damaligen Zeit, wo man noch viel weniger als heute über die tatsächliche Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen wußte und die zusammenfassenden Werke WALDENS noch nicht erschienen waren¹⁾.

Wie wenig es aber widersinnig war, die Möglichkeit einer kleineren H-Ionenbeweglichkeit in Erwägung zu ziehen, geht namentlich aus einer Arbeit von L. BRUNNER und A. GALECKI²⁾ hervor. Die Autoren machten Versuche mit

¹⁾ Vgl. auch das treffliche Büchlein von UHLICH, H.: Über die Beweglichkeit der elektrolytischen Ionen. Berlin 1926.

²⁾ BRUNNER, L. u. A. GALECKI: Über die Elektrochemie der Halogene im Nitrobenzol. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 84, S. 556. 1913.

feuchtem Nitrobenzol. Darunter verstehen sie aber nicht etwa ein mit Wasser geschütteltes, sondern im Gegenteil ein Nitrobenzol, das mit Hilfe von Phosphor-pentoxyd destilliert war, jedoch nicht vor der atmosphärischen Luft geschützt wurde, so daß es noch aus ihr Feuchtigkeit aufnehmen konnte. Die Autoren bringen Gründe bei, daß in einer Lösung von HBr in solchem „feuchten“ Nitrobenzol dem Kation, d. h. dem H-Ion, eine sehr kleine Beweglichkeit zukommt. Sie resümieren das Ergebnis ihrer Überführungsbestimmungen folgendermaßen:

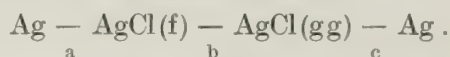
„Der Kathodenraum verliert also genau so viel, wie durch Elektrolyse unter Abscheidung von Wasserstoff und Brom zersetzt wird; es wird also nichts zur Kathode zugeführt.

An der Anode treten nur ganz geringfügige Konzentrationsänderungen ein; es wandert also zur Anode fast genau so viel, wie durch die Elektrolyse zersetzt wird. Betrachtet man als die leitenden Ionen H^+ und Br^- , so wird dies auf eine sehr kleine Beweglichkeit des Kations hindeuten.“

Auf Grund der Untersuchungen und zusammenfassenden Darstellung von WALDEN und durch meine eigenen Versuche ist aber jedenfalls für das feuchte Nitrobenzol, das mit Wasser geschüttelt wurde, an eine erheblich kleinere Wanderungsgeschwindigkeit des H-Ions nicht zu denken.

7. Theorie von HABER, AgCl-Ketten betreffend.

Die nächsten wichtigen Untersuchungen, auf die wir etwas näher eingehen müssen, rühren von HABER her, der sie zum Teil unter Mitwirkung von BEUTNER angestellt hat. Soweit sie für uns von besonderem Interesse sind, finden sich die ersten Angaben in den Annalen der Physik, 4. Folge, Band 26 aus dem Jahre 1908¹⁾. Es handelt sich um den Abschnitt 6: Kräfte an der Berührungsstelle fester Elektrolyte, sowie fester Salze und ihre gesättigten Lösungen. HABER untersucht dort auf Seite 949 die folgende Kette:



An der Stelle b : festes Chlorsilber (f) gegen gesättigtes gelöstes Chlorsilber (gg) tritt eine neue elektromotorische Kraft auf, die man mit Hilfe der NERNSTschen Vorstellung der Teilungskoeffizienten formal berechnen kann. Eine solche Ableitung ist aber

„dem Einwand zugänglich, daß die Existenz dieser spezifischen Teilungskoeffizienten experimentell nicht sichergestellt ist. Es wird deshalb ein anderer Ableitungsweg vorzuziehen sein, welcher nur gesicherte Voraussetzungen, nämlich den zweiten Hauptsatz und die NERNSTsche Theorie der elektromotorischen Kraft an der Einzelelektrode benutzt.“

Die obige Kette hat drei Unstetigkeitsstellen, „die durch die Buchstaben a , b und c gekennzeichnet sind. Diesen drei Unstetigkeitsstellen entsprechen die Potentialdifferenzen E_a, E_b, E_c . Wir beweisen zunächst, daß diese zusammen den Wert 0 ergeben, also:

$$E_a + E_b - E_c = 0''.$$

Die folgende Betrachtungsweise von HABER ist im wesentlichen identisch mit der früher erwähnten von LUTHER. HABER bekommt so für E_b die beiden folgenden Formeln:

$$E_b = -RT \ln c Ag' + \text{konst. } b',$$

$$E_b = +RT \ln c Cl' - \text{konst. } b'.$$

HABER faßt seine Überlegungen zu dem Satz zusammen:

„Indem wir zwischen eine Metallelektrode und die gesättigte Lösung eines Salzes dieses Metalles eine Schicht desselben Salzes in fester elektrolytisch leiten-

¹⁾ Vgl. R. BEUTNER, Dissert. Karlsruhe 1908.

der Form bringen, spalten wir die Potentialdifferenz in zwei Teile, von denen der eine — isotherm konstante — an der Grenze des Metalles gegen den festen Elektrolyten, der andere — isotherm variable — an der Grenze des festen Elektrolyten gegen die gesättigte Lösung seinen Sitz hat.“

Man kann diese Ableitung auch auf den Fall ausdehnen, daß „die gesättigte Lösung des Chlorsilbers ein gleichioniges Salz enthält, wenn sie also z. B. eine gesättigte Lösung in 0,1 n-Chlorkalium oder in 0,1 n-Silbernitrat darstellt“.

Ich möchte nicht versäumen, ausdrücklich hervorzuheben, daß durch diese HABERSchen Überlegungen die Existenz von Phasengrenzkräften im gleichen Sinne wie die von mir genannten diphasischen Kräfte nicht über jeden Zweifel erhaben ist. Wie aus dem Folgenden hervorgeht, bin ich weit entfernt davon, die Existenz diphasischer Kräfte zu leugnen, aber ohne weiteres ist noch nicht klar, daß die an der Grenze Chlorsilber fest gegen gesättigte AgCl-Lösung auftretende variable elektromotorische Kraft nicht wenigstens einen monophasischen Teil in dem geschmolzenen Salze hat. Es mag für gewöhnliche Laboratoriumszeit sehr lange dauern, bis das Chlorsilber sich bis zur Elektrode hin mit dem Salz AgNO_3 sättigt, und für gewöhnlich wird man annehmen können, daß die Diffusionswirkung nicht über sehr kleine Bereiche hinausgeht. Aber die Möglichkeit, daß sich etwas AgNO_3 in dem Chlorsilber löst und daß ein Gefälle auftritt — im Beginne des festen Chlorsilbers, aber im Innern desselben — zwischen der Konzentration der Ag-Ionen herrührend vom eingedrungenen AgNO_3 und der schließlichen Konzentration, die dem Chlorsilber allein zukommt, ist nicht ohne weiteres als unmöglich von der Hand zu weisen. Und wenn nun etwa nur die Silberionen wandern, können erhebliche monophasische elektromotorische Kräfte im Chlorsilber gegeben sein. Natürlich müssen für die gesamte E_b — diese monophasischen Kräfte miteingerechnet — die von HABER angenommenen Beziehungen in der Nähe der Grenze gegeben sein, da sie auf einfachen thermodynamischen Prinzipien beruhen. Ob sich die Kette eventuell rein monophasisch deuten läßt, darüber will ich mich hier nicht äußern. Wir kommen auf die gleiche Frage bei der Behandlung der Glasketten durch HABER und KLEMENSIEWICZ zurück.

8. Experimentelle Ergebnisse von HABER und KLEMENSIEWICZ.

HABER und KLEMENSIEWICZ gingen so vor, daß sie in das äußere Becherglas zunächst 45 ccm Wasser gaben, dann 5 ccm $n/1$ Kalilauge hinzusetzten und nunmehr $n/1$ HCl zutropften. Sie waren auf diese Weise in der Lage, annähernd die Konzentrationen des Alkali bzw. der Säure in der Außenflüssigkeit zu kennen, und indem sie an dem Inhalt des Kolbens nichts abänderten, erhielten sie die der jeweiligen p_H der Außenflüssigkeit entsprechende Potentialdifferenz. HABER und KLEMENSIEWICZ verwandten höchstens 0,1 norm. Säure und 0,1 norm. Alkali.

Die Theorie ergibt für 18° ungefähr 700 mV für diese Konzentration, die aber wegen des Diffusionspotentials der ableitenden Elektrode gegen die saure bzw. alkalische Außenflüssigkeit nicht voll beobachtet werden können. Korrigiert man diesen Wert, so ergeben sich 667 mV als theoretisches Maximum, das aber nur in einem Versuch erreicht wurde.

Vorgelegt im Versuchsgefäß: 45 ccm H_2O , 5 ccm 1-norm. Kalilauge.
Zugetropft: 1-norm. Salzsäure.

Zusatz ccm	E.K. Volt	Zusatz ccm	E.K. Volt
0	0,668	4,9	0,386
1	0,658	5,01	0,274
2	0,631	5,2	0,118
3	0,623	5,5	0,055
4	0,588	6,0	0,046
4,5	0,541	7,0	0,027
4,72	0,475	8,0	0,012
4,8	0,444	9,0	0,006
4,85	0,416	10,0	0,000 ¹⁾

Der Umschlag des Phenolphthaleins erfolgte bei 4,85 ccm.

¹⁾ Die in der stärksten sauren Lösung beobachtete EMK. wurde willkürlich als Null gesetzt.

Diesen Versuch teile ich hier nach der Tabelle mit. Derselbe zeigt den von der Theorie erwarteten bilogarithmischen Gang der Kurve.

Es ist aber sehr wohl zu beachten, daß, wie erwähnt, nur in einem einzigen der mitgeteilten Fälle die volle Potentialdifferenz erreicht wurde. Verwendet man statt der von HABER und KLEMENSIEWICZ benutzten n'_{10} -Lösung $n_{.1}$ -Lauge bzw. -Säure innen und außen, wie dies auf meine Veranlassung A. v. RANKE und GOTTFRIED MÜLLER¹⁾ getan haben, so erhält man ebenfalls Werte, die unkorrigiert zwischen etwa 635 und 710 mV (bei frisch geblasenen, nicht ausgedämpften Kolben bei 695 mV im Mittel) liegen, während der theoretische Wert über 800 mV beträgt. Besonders bemerkenswert war, daß R. und M. in diesen letzten Versuchen im Gegensatz zu den früher von den anderen Autoren vorgenommenen Beobachtungen eine deutliche Zeit feststellen wollten, innerhalb welcher der definitive große Potentialsprung erst erreicht wurde. Sie betrug praktisch bei den im Jahre 1923 angestellten Versuchen in dem zur Verfügung stehenden Thüringer Glas 3—4 Stunden; die Entwicklung der Potentialdifferenz zeigte eine logarithmische Kurve, was für spätere Versuche jedenfalls zu beachten ist.

Besonderes Interesse verdienen noch die Versuche von HABER, den Einfluß der Temperatur auf diese elektromotorische Kraft festzustellen. Er fand der Theorie im allgemeinen, wenn auch nicht genau entsprechend, eine Zunahme der elektromotorischen Kraft. Es ist beachtenswert, daß die Theorie bei 90° C für normale Lösung fast 900 mV vorhersehen läßt, ein Wert, der wirklich vom vollen Volt nicht mehr sehr verschieden ist.

H. und K. haben auch versucht, außer an Glas auch bei Benzol und anderen schwer mischbaren Stoffen, die sich mit Wasser sättigen, den Potentialsprung gegen die angesäuerte bzw. alkalische wäßrige Phase zu messen. Diese Untersuchungen sind aber nach Feststellungen von MICHAELIS wesentlich anders zu deuten. Ich gehe daher nicht weiter auf dieselben ein und konstatiere nur, daß wir auch in neueren Versuchen in einer Nitrobenzol-Säurekette von konzentrierter und verdünnter Säure auf beiden Seiten einen Strom fanden, der von der verdünnten zur konzentrierten Säure geht, wie das meistens bei Säuren der Fall ist (auch bei Verhinderung des Eindringens von Elektrodenflüssigkeit), was den Annahmen von HABER nicht entsprechen dürfte.

Die Theorie von H. und K. ist zwar in ihrer Ableitung auf den ersten Blick ganz verschieden von der NERNSTschen Theorie. Aber es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß sich auch bei der Annahme von Phasengrenzkräften, also von diphasischen Kräften, die Verhältnisse auch mit Hilfe der NERNSTschen Vorstellung wiedergeben ließen. Man vergleiche hiermit die Darstellung von MICHAELIS.

In den letzten Jahren haben HOROVITZ und SCHILLER²⁾ sich wieder besonders eingehend mit den Glasketten beschäftigt. Hier wirkt das Bild des Glases noch viel komplizierter als bisher. Nach der Auffassung von HOROVITZ haben wir das Glas als eine — von seiner Zusammensetzung abhängige — Elektrode zu betrachten, die sich im Sinne einer Misch- bzw. Austauschfunktion betätigt. Ich gehe nicht näher darauf ein, weil bisher wenigstens die Anschauungen zu physiologischen Deutungen noch nicht verwandt wurden.

¹⁾ V. RANKE, A. u. GOTTFRIED MÜLLER: *Cremers Beitr. z. Physiol.* Bd. 2, S. 229. 1924.

²⁾ Vgl. Zitat auf Seite 1016.

9. HABERS Theorie der Glasketten.

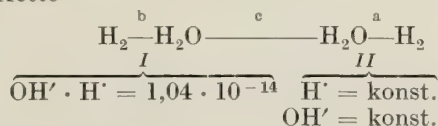
Von den erwähnten Versuchen an der Grenze eines festen Salzes und seiner gesättigten Lösungen ausgehend, entwickelt HABER¹⁾ noch einmal den Ausdruck für die elektromotorische Kraft an dieser Phasengrenze und fährt fort:

„Mit Benutzung der NERNSTschen Lösungstensionsvorstellung erläutert, besagt der Ausdruck (für E_c), daß sich die Phasengrenze verhält, als bestände sie aus dem Metall M mit geändertem Lösungsdruck. Dieser neue Wert des Lösungsdruckes wäre gleich dem des Quotienten aus dem Lösungsdrucke des Metall P_b in der Phase $MS(gg)$ geteilt durch den Lösungsdruck P_a desselben in der Phase $MS(f)$, das Ganze multipliziert mit der unveränderlichen Ionenkonzentration $C_M \cdot (f)$.“

„Ein weiteres Interesse gewinnen diese Überlegungen, wenn sie vom Gelösten auf das Lösungsmittel übertragen werden. Wegen der vornehmlichen Wichtigkeit des Wassers als Lösungsmittel wollen wir die Betrachtung an Wasserphasen durchführen. Wir denken also Wasser in 2 Phasen, von denen die erste eine gewöhnliche wäßrige Lösung, die zweite eine elektrolytisch leitende Wasserphase anderer Art sein möge, die mit der ersten auf alle Fälle hinsichtlich der Temperatur und des Wasserdampfdruckes identisch sein soll. Eine solche zweite Phase könnte z. B. aus Eis bestehen, sie kann aber auch eine flüssige oder feste Lösung von Wasser in einem Fremdstoff, z. B. in Glas, Benzol usw. darstellen. Wir legen die Bedingung zugrunde, daß in der zweiten Phase die Konzentration der OH' -Ionen und der H' -Ionen einzeln konstant sein soll. In der ersten Phase ist bekanntlich nur das Produkt $C_{\text{H}'} \cdot C_{\text{OH}'}$ konstant. Für dieses Produkt wollen wir die Werte setzen, die HEYDWEILLER neuerdings für verschiedene Temperaturen angegeben hat:

$t = 0^\circ$	10°	18°	25°	50°	100°
$10^{14} k_w = 0,116$	0,281	0,59	1,04	5,66	58,2

Wir betrachten die Kette



Der Wasserstoffdruck an beiden Elektroden sei identisch und invariabel. Die Gesamtkraft ist notwendig Null, da die Wasserstoffdrucke und die Dampfdrucke überall dieselben sind. Die Einzelkräfte sind:

$$\begin{array}{l} E_b = -RT \ln C_{\text{H}'} + \text{konst}_b \\ E_a = \text{konst}_a \\ \hline E_b - E_a = E_c = -RT \ln C_{\text{H}'} + \text{konst}_c. \end{array}$$

Die Grenze verhält sich, als ob sie aus Wasserstoff von abweichendem Lösungsdruck bestände. Halten wir daran fest, daß der Wasserstoffdruck über beiden Elektroden identisch ist, erlauben wir demselben aber, verschiedene Werte anzunehmen, so bleibt E_c ungeändert. Benutzen wir die NERNSTsche Lösungstensionsvorstellung, so ist

$$\text{konst}_c = RT \ln \frac{P_{\text{H}(b)}}{P_{\text{H}(a)}} \cdot C_{\text{H}'(II)}.$$

Hier ist $P_{\text{H}(b)}$ die Lösungstension im Medium I und $P_{\text{H}(a)}$ im Medium II. Dieselbe Betrachtung läßt sich mittels Sauerstoffelektroden ausführen und führt auf:

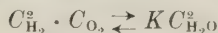
$$E_c = +RT \ln C_{\text{OH}'} + \text{konst}_{c'}. \quad (2)$$

Diese Formel ergibt sich auch aus (1), indem wir mittels:

$$C_{\text{OH}'} \cdot C_{\text{H}'} = k_w^I$$

den Wert $C_{\text{H}'}$ durch $k_w^I / C_{\text{OH}'}$ substituieren. Damit folgt auch, daß die Konstanten konst_c und $\text{konst}_{c'}$ sich um $RT \ln k_w^I$ unterscheiden.

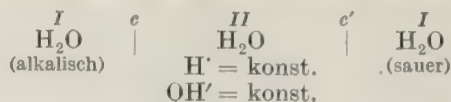
„Die Phasengrenze verhält sich also auch, als ob sie aus Sauerstoff von eigenartigem Lösungsdruck bestände. Dieser Doppelcharakter ist nicht überraschend, da er jeder Wasserstoff- und Sauerstoffelektrode wegen des thermodynamischen Gleichgewichtes:



eigen ist.

¹⁾ HABER u. KLEMENSIEWICZ: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 67, S. 394. 1909.

Wir denken uns nun die Phase *II* auf beiden Seiten begrenzt von der Phase *I* nach folgendem Schema:



An den Grenzen bestehen die Kräfte:

$$E_c = -RT \ln C_{\text{H}^+ (I_a)} + \text{konst}_c,$$

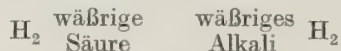
$$E_{c'} = -RT \ln C_{\text{H}^+ (I_s)} + \text{konst}_{c'}.$$

Das Vorzeichen bezieht sich in beiden Fällen auf die Phase *I*. Das Zeichen $C_{\text{H}^+ (I_s)}$ stellt die H-Ionenkonzentration in der Säure, das Zeichen $C_{\text{H}^+ (I_a)}$ im Alkali dar. Die Differenz beider Kräfte:

$$E_c - E_{c'} = RT \ln \frac{C_{\text{H}^+ (I_s)}}{C_{\text{H}^+ (I_a)}} \quad (3)$$

belehrt uns, um wieviel I_a positiv gegen I_s ist.

Diese Differenz (3) ist identisch mit der Kraft der sog. Säurealkalikette



wenn in der letzteren das Kontaktpotential zwischen beiden Flüssigkeiten außer acht gelassen wird. Diese Kraft läßt sich aus dem Wert

$$C_{\text{OH}^+} \cdot C_{\text{H}^+} = K_w$$

berechnen, wie zuerst OSTWALD gezeigt hat, und beträgt für gleiche Ionennormalität von Säure und Alkali z. B. bei 25°

Ionennormalität von Säure und von Alkali	E.K. Volt
1	0,825
10 ⁻¹	0,707
10 ⁻²	0,589
10 ⁻³	0,471
10 ⁻⁴	0,353
10 ⁻⁵	0,235
10 ⁻⁶	0,117

HABER erweitert seine Ansätze noch sehr bedeutend. Er nimmt später an, daß die Säure in die zweite Wasserphase eindringen kann, und in einer zweiten Erweiterung seiner Ableitung läßt er das Auftreten eines monophasischen Potentials zu. Die Berechnungen erlauben im Prinzip die Darstellung dieses Kontaktpotentials bei entsprechenden Versuchen in der Art von NERNST und RIESENFELD. Sie lassen aber auch erkennen, daß die Auffassung, daß nur z. B. die H-Ionen wandern, vollkommen genügt, um dieselbe Formel für die elektromotorische Kraft der Glasketten zu erhalten.

10. BEUTNERS experimentelle Anordnung.

In meinen oben erwähnten Versuchen, mit Hilfe von diphasischen Kräften die elektromotorischen Eigenschaften der Gewebe zu erklären, hatte ich mich auf die Mitteilung nur sehr weniger Ketten beschränkt.

Das Material wurde reichlich vermehrt durch BEUTNER in Verbindung mit JACQUES LOEB. Die literarischen Mitteilungen BEUTNERS sind sehr umfangreich, und ich gebe unten eine Übersicht seiner Publikationen. Für die Darstellung stütze ich mich im wesentlichen auf die 1920 erschienene Monographie¹⁾.

¹⁾ Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben und ihre künstliche Nachahmung durch synthetische organische Substanzen. Experimentelle Untersuchungen von R. BEUTNER. Stuttgart: Ferd. Enke 1920.

BEUTNER hat bei dieser Gelegenheit eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten gefunden. Im Prinzip ist seine Methode von der meinigen nicht wesentlich verschieden. In einem Punkte hat er zur Bewältigung vieler Aufgaben meine Kette abgeändert, eine Änderung, die vielleicht nicht einwandfrei ist, wenn sie auch praktisch rasch Ergebnisse zeitigt. Ich hatte die Phase mit jeweils angrenzenden Lösungen so lange geschüttelt, bis man annehmen konnte, daß Gleichgewicht bestand. Der interphasische Potentialsprung war nicht in der Nähe der Grenzflächen, sondern sicher im Innern der Phase. Bei entscheidenden Versuchen halte ich dieses Vorgehen auch heute für unbedingt nötig. BEUTNERS Anordnung geht aus der beifolgenden Skizze (s. Abb. 335) hervor.

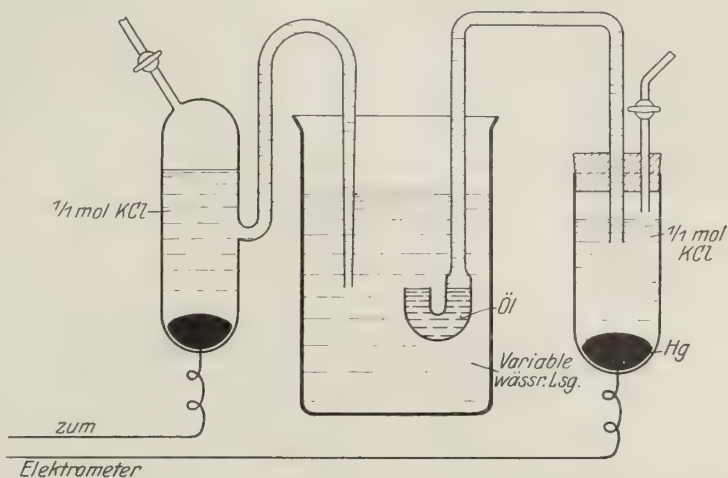


Abb. 335. Messung des elektromotorischen Effektes eines „Öls“ gegen verschiedene wäßrige Lösungen. („Öl“ bezeichnet irgendeine mit Wasser nicht mischbare Flüssigkeit.) (Nach BEUTNER.)

„Das zu untersuchende ‚Öl‘ befindet sich in einer hakenförmig gebogenen Röhre, die mit der einen Elektrode fest verbunden ist. Der untere U-förmig gebogene Teil dieser Röhre ist mit ‚Öl‘ gefüllt und taucht in ein Becherglas, in welches nacheinander die verschiedenen Lösungen eingefüllt werden. In jeder Lösung wird eine Messung ausgeführt, hierbei wird eine zweite Elektrode mit capillarer Spitze zum Ableiten in das Becherglas getaucht. Jede Messung entspricht also der Anordnung:

Elektrode / ‚Öl‘ / variable Lösung / Elektrode.

Die Differenz von zwei solchen Messungen ergibt die elektromotorische Kraft der Anordnung:

Elektrode / Lösung I / ‚Öl‘ / Lösung II / Elektrode.
 1 2 3 4

Die elektromotorische Kraft einer solchen Kette ist in erster Linie an den Berührungsstellen des ‚Öls‘ mit den Lösungen I und II lokalisiert; ein gewisser Bruchteil jedoch auch an den Elektroden, also bei 1 und 4. Diese letztere ist indes für unsere Aufgabe ohne Interesse und müßte als störende Beigabe berechnet und abgezogen werden, um nur die elektromotorische Kraft der ‚Öl‘-Kette selbst zu erfahren. Wählt man aber als Flüssigkeit in der Elektrode eine konzentrierte (gramm-molekulare) KCl-Lösung, so ist nach der NERNSTschen Theorie der Effekt bei 1 und 4 sehr gering und kann vernachlässigt werden. In dieser Weise führen wir die Messungen durch.

Füllen wir beispielsweise Salicylaldehyd in das Röhrchen, so ergeben sich folgende Differenzwerte gegen die Messung mit $\frac{1}{10}$ molekularer NaCl-Lösung¹⁾, d. h. also Werte für die Kette:

$\frac{1}{10}$ molek. NaCl-Lösung / Salicylaldehyd / $\frac{1}{10}$ molek variable Lösung:

$\frac{m}{10}$ -Na ₂ SO ₄	— 0,003 Volt	$\frac{m}{10}$ -KCl	— 0,024 Volt
$\frac{m}{10}$ -NaNO ₃	— 0,000 „	$\frac{m}{10}$ -Anilin HCl	— 0,070 „
$\frac{m}{10}$ -NaSCN	+ 0,015 „	$\frac{m}{10}$ -Dimethylanilin HCl	— 0,110 „
$\frac{m}{10}$ -Na Salicylat	+ 0,035 Volt.		

Auch mit anderen ‚Ölen‘ sind viele derartige Messungen ausgeführt worden.“

¹⁾ „Es werden stets gleich konzentrierte Lösungen der verschiedenen Salze miteinander verglichen; der Salzgehalt einer Lösung wird jedoch nicht in Prozenten, sondern in Vielfachen oder Bruchteilen des Molekulargewichts gemessen. Bekanntlich bezeichnet man als $\frac{1}{10}$ molekular eine Lösung, welche im *L* so viel Gramme des betreffenden Salzes enthält, als das Molekulargewicht desselben beträgt. Um nach unseren ‚molekularen‘ Angaben den Prozentgehalt zu erfahren, müßte man also mit dem Molekulargewicht multiplizieren und mit 10 dividieren.“

„Aus diesen Messungen ergibt sich, daß im allgemeinen die elektromotorische Wirkung der Salze bei allen verwendeten ‚Ölen‘ in der gleichen Richtung liegt. Bemerkenswert ist, daß Alkalisalze organischer Säuren stets ein positiveres Potential als Alkalisalze anorganischer Säuren zeigen und daß die Chloride organischer Basen, wie z. B. salzsaures Anilin oder Dimethylanilin ein erheblich negativeres Potential als anorganische Chloride, z. B. NaCl und KCl, zeigen. Man kann also feststellen, daß Salze mit einem ‚organischen‘ Bestandteil eine besonders hohe stromerzeugende Kraft bei den Öl-Ketten hervorrufen, in positiver Richtung oder in negativer Richtung, je nachdem das positive oder negative Ion das ‚organische‘ ist.“

Ehe ich weitergehe, möchte ich noch hervorheben, daß die Angaben + und –, positiv und negativ, sich auf den Effekt am Elektrometer beziehen, d. h. der Ladungsstrom des Elektrometers ist von der mit + bezeichneten Seite zu der mit – bezeichneten gerichtet. Der Strom geht also bei Ableitung aus der wäßrigen Na-Salicylat-Lösung durch ein Galvanometer oder Elektrometer in die NaCl-Lösung.

Auf Seite 20 der Monographie BEUTNERS, also vor den hier mitgeteilten Versuchen, findet sich eine Anordnung, die meiner Kettenanordnung mehr entspricht, doch ist auch hier die Teilung des Öles in zwei im völligen Gleichgewicht stehenden Phasen nicht durchgeführt. Nicht nur mit organischen Salzen, sondern auch mit anorganischen hat dann BEUTNER seine Versuche angestellt, und er konnte auch hier, wie im allgemeinen zu erwarten war, Potentialdifferenzen bekommen. Indem er auf der einen Seite das Salz invariabel ließ, auf der anderen Seite teils das Anion, teils das Kation variierte, konnte er Kation und Anion in eine Reihe bringen, je nachdem relativen positiveren und negativeren Einfluß, den sie haben. Die Reihenfolge für die verschiedenen Ionen zeigte Ähnlichkeiten mit der bekannten lyotropen Reihe und speziell Ähnlichkeiten mit den von HÖBER bei dem Muskelstrom untersuchten Reihen. Zur Erklärung der hierbei beobachteten Erscheinungen spricht BEUTNER vom Eindringungsvermögen der verschiedenen Salze in das Öl. Ein besonderes Kapitel widmet er dabei den gleichionigen, ein zweites den Konzentrationsketten. Bei den gleichionigen Ketten hätte man erwarten sollen, wenn er etwa die obige Meinung VAN LAARS gekannt hätte, daß er vor allem dessen Theorie prüfen würde. In der Tat gestattet ja die Anwendung des Fundamentalsatzes für eine Phasengrenze

$$E = \text{konst} + \frac{RT}{m} \ln \frac{\gamma_1}{c_1},$$

die Berechnung für eine diphasische Kette, ganz gleichgültig, ob man von den NERNSTSchen, LUTHER-, VAN LAAR-, ABEL- oder HABERSchen Vorstellungen ausgeht, wofern – wie ich gleich hervorheben möchte – die Konzentration nicht zu klein gewählt ist (darüber werde ich unten sprechen), und andererseits, wie sich später ergeben wird, dem modernen Standpunkt entsprechend, an Stelle der Ionenkonzentration die sog. Aktivitäten benutzt werden. Im Prinzip ist, wie ich nochmals hervorheben möchte, diese Art der Berechnung durch VAN LAAR eingeführt worden.

Wenn man nun das obenerwähnte VAN LAARSche theoretische Resultat bei BEUTNER sucht, so findet man erst an einer sehr späten Stelle diesbezügliche Daten, nämlich in dem Abschnitt: „Verschiedene empirische Regeln über Öl-Ketten, insbesondere über konstitutive Einflüsse. 5. Die Regel von der Unabhängigkeit der Ionenwirkung“:

„Die Experimente mit Öl-Ketten haben eine weitere Gesetzmäßigkeit ergeben, nämlich die Additivität der elektromotorischen Wirkung eines Salzes aus zwei voneinander unabhängigen Wirkungen, einer kationischen und einer anionischen. Die diesbezüglichen Be-

obachtungen lassen sich beispielsweise mit Guajacol anstellen; durch Differenzmessungen findet man für die Kette:

— KCl	/	Guajacol	/	KNO ₃	+ 0,025 Volt
— NaCl	/	„	/	NaNO ₃	+ dasselbe
+ KNO ₃	/	Guajacol	/	K ₂ SO ₄	— 0,048 Volt
+ NaNO ₃	/	„	/	Na ₂ SO ₄	— 0,046 „
— K ₂ SO ₄	/	Guajacol	/	KSCN	+ 0,081 Volt
— Na ₂ SO ₄	/	„	/	NaSCN	+ 0,078 „

Wie man sieht, ergibt sich für Cl'/NO₃' oder NO₃'/SO₄' oder SO₄'/SCN' stets der gleiche Wert unabhängig von der chemischen Natur des gemeinsamen Kation. Vergleicht man andererseits Salze mit gemeinsamem Anion, so ist wieder dessen Natur gleichgültig. Man findet z. B. für die Kette

— KCl	/	Guajacol	/	NaCl	+
„ und — KNO ₃	/	„	/	NaNO ₃	+

denselben Wert 0,011 Volt, ebenso für

— NaCl	/	Guajacol	/	CaCl ₂	+ 0,053 Volt
— NaNO ₃	/	„	/	Ca(NO ₃) ₂	+ 0,053 „
+ CaCl ₂	/	Guajacol	/	HCl	— 0,051 Volt
+ Ca(NO ₃) ₂	/	„	/	HNO ₃	— 0,051 „
+ HCl	/	Guajacol	/	Dimethylanilin-HCl	— 0,094 Volt
+ HNO ₃	/	„	/	Dimethylanilin-HNO ₃	— 0,094 „

In diesen Beispielen hat man die Differenzen K'/Na', Na'/Ca'', Ca''/H', H'/Dimethylanilin-H' gemessen.“

Offenbar hat BEUTNER die VAN LAARSchen Sätze nicht gekannt; denn ich bin sehr geneigt, und der Leser wohl auch, die hier mitgeteilten Versuche für eine glänzende Bestätigung der VAN LAARSchen Voraussage zu halten, während BEUTNER selbst eine komplizierte Erklärung zu geben versucht und den folgenden Absatz mit den Worten schließt: „und somit liegt eine Ionenwirkung nicht eigentlich vor“. Natürlich fehlt hier noch einiges an dem strengen Beweise, es müßte hier nämlich gezeigt werden, daß die monophasischen Kräfte zwischen den resp. K- und Na-Salzen im Guajacol nicht merklich verschieden ausfallen. Wenn man aber die Bemerkung von BEUTNER liest, daß er auch Ausnahmen von dieser Regel beobachtet hat, so hat er wohl eine Auswahl der Versuche mitgeteilt, in denen die Gleichheit der monophasischen Kräfte zufällig zutrifft. Immerhin sind die Versuche mit Zwischenlektrolyten in der Phase zu wiederholen¹⁾. Statt mit der Formel VAN LAARS kann man natürlich mit den Konzentrationsverhältnissen der Ionen (Aktivitäten) an den beiden Phasengrenzen rechnen und erhält in dem von BEUTNER mit Vorliebe untersuchten Spezialfalle der gleichmolaren wäßrigen Lösung zu beiden Seiten des Öles für gleiche Kationen $\frac{RT}{F} \ln \frac{c_1}{c_2}$.

BEUTNER teilt eine Reihe von Beispielen mit, in denen das Ergebnis übereinstimmend mit der Theorie gefunden wurde. Die Konzentrationen sind diejenigen des gleichen Ions in dem Öl an den beiden Phasengrenzen. Das Verhältnis dieser Konzentrationen berechnete er aus dem Verhältnis der Leitfähigkeitszunahmen, was bei binären Elektrolyten als Annäherung wohl erlaubt ist.

„Als Beispiel mögen folgende Messungen mit Guajacolketten genannt werden. Verwendet wurde ein Guajacol mit einer Eigenleitfähigkeit 0,1 reziproke Megohm. Nach Schütteln mit $\frac{1}{10}$ molekularer NaCl stieg die Leitfähigkeit auf 1,2 reziprok. Megohm, nach Schütteln mit $\frac{1}{10}$ molekul. Dimethylanilin-HCl auf 59,0 reziprok. Megohm²⁾.

¹⁾ Vgl. auch S. 1030.

²⁾ Es wurde beide Male 15 ccm Guajacol mit 50 ccm der betreffenden Lösung 24 Stunden lang bei Zimmertemperatur durchgeschüttelt. Es ist anzunehmen, daß sich in dieser Zeit ein vollständiges Gleichgewicht in der Verteilung einstellt. Die Messung der Leitfähigkeit erfolgte bei 30° C.

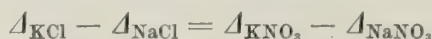
Hieraus berechnet sich bei Zimmertemperatur eine elektromotorische Kraft von

$$\frac{RT}{F} \ln \frac{c_2}{c_1} = 0,058 \lg \frac{58,9}{1,1} = 0,100 \text{ Volt,}$$

beobachtet wurde: 0,091 Volt.“

11. Weitere Kritik an den theoretischen Gesichtspunkten BEUTNERS.

In dem eben mitgeteilten Beispiel, in welchem BEUTNER mit Hilfe der Leitfähigkeitszunahmen die elektromotorische Kraft der Kette berechnet und Berechnungen und Beobachtungen übereinstimmend findet, ist es klar, daß man durch das Verhältnis der Leitfähigkeitszunahmen nicht nur das Verhältnis der dissoziierten Anteile der Ionen, sondern bei konstantem α an den Phasengrenzen auch das Verhältnis der Teilungsquotienten der undissoziierten Verbindungen sowie der gesamten Konzentrationen mißt. Da ist es nun sehr interessant, daß aus den VAN LAARSchen Darstellungen sich auch eine andere Formel, als VAN LAAR explizit angegeben hat, für die elektromotorische Kraft gleichioniger einfacher Diphasketten berechnen läßt. Wir beschränken uns auf einwertige binäre Elektrolyten und sprechen vom Dissoziationsgrad α im Sinne der ARRHENIUSschen Theorie. Wir wollen natürlich mit Rücksicht auf das Folgende schon jetzt ins Auge fassen, daß auch in den neueren Theorien der alte Dissoziationsgrad α , der jetzt natürlich nur ein scheinbarer ist, seine Bedeutung behält. Gesetze sehr allgemeiner Art, die mit Hilfe von ARRHENIUSschen Vorstellungen abgeleitet werden, finden bei Übertragung in die neueste Theorie auch ihre Form in dieser wieder. Für die Kette



erhalten wir in unserer Schreibweise unter Unterdrückung des ε , das wir uns in das R hineingenommen denken

$$E = \frac{RT}{2} \log \frac{K_{\text{K}}}{K_{\text{Na}}}. \quad (1)$$

Die ursprünglich von VAN LAAR nicht mitgeteilte Gleichung, aus der diese erst hervorgeht, lautet aber

$$E = \frac{RT}{2} \log \frac{K_{\text{K}}}{K_{\text{Cl}}} \frac{K_{\text{Cl}}}{K_{\text{Na}}}. \quad (2)$$

Erinnern wir uns nun der nach VAN LAAR für alle Gleichgewichtsverhältnisse bei der von der Verteilung eines binären Elektrolyten auf zwei Phasen annähernd gültigen Beziehung, so kann man für obige Formel auch schreiben

$$E = RT \log \frac{\sqrt{K_{\text{K}} \cdot K_{\text{Cl}}}}{\sqrt{K_{\text{Na}} \cdot K_{\text{Cl}}}}, \quad (3)$$

$$E = RT \log \frac{K_{\text{KCl}}}{K_{\text{NaCl}}}, \quad (4)$$

und man sieht, wie in die Formel für die gleichionigen Ketten das Verhältnis der Teilungskoeffizienten der Neutralverbindungen eingeht. Die Möglichkeit der Ableitung von Formel (1) und Formel (4) deckt die Bedeutung des „Eindringungsvermögens“ auf. Sie werden hier aus den Voraussetzungen scharf abgeleitet, und man sieht, wie für die genaue Gültigkeit derselben notwendig ist, daß derselbe Dissoziationszustand an den beiden Phasengrenzen herrscht. Ist das Kation das übereinstimmende Ion, so erhält man natürlich den reziproken

Wert der Teilungsverhältnisse der neutralen Verbindungen in der Formel. Man erhält dann also z. B.

$$\Delta_{\text{KCl}} - \Delta_{\text{KNO}_3} = RT \log \frac{K_{\text{KNO}_3}}{K_{\text{KCl}}}.$$

Wendet man diese Betrachtungen auf Konzentrationsketten an, also auf verschiedene konzentrierte Lösungen ein und desselben Elektrolyten, so muß man streng unterscheiden zwischen solchen Konzentrationsdifferenzen, bei denen der binäre Elektrolyt in beiden Phasen noch fast allein die Leitung der Elektrizität besorgt, und denjenigen Fällen, in welchen die eigenen Ionen der Flüssigkeit beginnen mitzuwirken. In ersterem Falle ist eine elektromotorische Kraft beim starren Festhalten an binärer Spaltung des Elektrolyten und absoluter Konstanz der spezifischen Teilungskoeffizienten der Ionen nicht abzuleiten. Eine Abweichung von diesen Verhältnissen kann aber zu einer EMK führen, und der Erklärungsmöglichkeit sind hier mehrere Wege offen. So nimmt VAN LAAR an, daß die Teilungskoeffizienten der Ionen nur bei sehr starken Verdünnungen wirklich konstant wären, daß sie bei höheren Konzentrationen davon abweichen können — und natürlich jedes Ion in seiner besonderen Weise. Unter ganz bestimmten Voraussetzungen, auf die ich hier nicht näher eingehen will, lassen sich auch die elektromotorischen Kräfte solcher Ketten mittels der Teilungsquotienten bei den verschiedenen Konzentrationen berechnen. BEUTNER hat einige Beobachtungen gemacht, die vielleicht hierher gehören. Mit Rücksicht auf die erst später zu besprechende moderne DEBYESche Theorie sei darauf hingewiesen, daß die Aktivitätskoeffizienten für positive und negative Ionen voneinander verschieden sein können. Damit hat man eine weitere Möglichkeit der Erklärung. Der starke Konzentrationseffekt indessen, den man tatsächlich bei stärkeren Verdünnungen beobachtet, hat, soweit er diphasisch ist, im wesentlichen einen anderen Grund. Wird nämlich die Konzentration des Elektrolyten zu gering, so ist der Potentialsprung an der Grenze Phase/Wasser durch Zusatz eines solchen gar nicht mehr beeinflußbar. Während also bei mäßigen Konzentrationen entsprechend den ursprünglichen Annahmen von NERNST und RIESENFELD der Potentialsprung an der Grenzfläche 2 den der Grenzfläche 1 vollkommen oder, nach dem, was wir hier eben ausgeführt haben, doch nahezu kompensiert, nähert sich beim stärkeren Verdünnen die Kette demjenigen Werte, den man auch erhalten würde, wenn von vornherein auf der einen Seite der Elektrolyt und auf der anderen Seite bloß Leitfähigkeitswasser mit der Phase in Berührung kam. Ich glaube Grund zur Vermutung zu haben, daß dieser Phasensprung im allgemeinen sehr klein ist. Wenn also ein „Öl“ an der einen Seite nur eine Wassergrenze hat, und wir der Einfachheit und der Erklärung halber den Potentialsprung gleich Null setzen, so tritt bei der diphasischen Konzentrationskette einfach mehr und mehr die volle Potentialdifferenz zutage, die an der konzentrierten Phasengrenze herrscht, und das ist das wesentliche Geheimnis des Konzentrationseffekts. Aber, wird vielleicht jemand fragen, wie verträgt sich das mit der thermodynamischen Grundgleichung

$$E = RT \log \frac{c_1}{c_2} \text{ konst.}$$

Die Antwort ist einfach. In genügend großen Verdünnungen verteilt sich der Elektrolyt in die zweite Phase nicht mehr so, daß die Summe der Kationen gleich der der Anionen ist (während er in der wäßrigen Lösung noch binär gespalten sein kann), sondern vielmehr so, als ob jedes Ion dem eigenen spezifischen Teilungskoeffizienten gefolgt wäre. Aber, könnte jemand fragen, wie steht es denn mit der Elektroneutralität? Nun, die wird in geeigneter Weise durch die eigenen

Ionen des Wassers resp. der Base gewährleistet. Es ist in der Phase je nachdem etwas Säure oder Alkali vorhanden, wenn man H und OH als die leitenden Ionen ansieht. Die Mengen sind natürlich unter Umständen unmeßbar klein, und auf diese Weise wird die Elektroneutralität gewahrt. Dann wird die Kette berechnet sowohl über das Kation wie über das Anion, und man erhält jedesmal denselben Wert, wie ich hier nicht weiter ausführen möchte. Natürlich versteht es sich von selbst, daß bei der tatsächlichen Beobachtung immer auch Rücksicht auf die Änderung der monophasischen Kräfte in der Phase genommen werden muß. BEUTNER hat in Anlehnung an die Glaskettenerklärungen von HABER und KLEMENSIEWICZ die Deutung des Konzentrationseffekts gesucht und hat gemeint, eine saure bzw. basische Natur des Öles dafür verantwortlich machen zu sollen; er gibt keineswegs eine klare Theorie und läßt je nachdem in der Phase überall dieselbe Konzentration des Kations oder des Anions herrschen. In diesem Zusammenhange erklärte er auch meine Pikrinsäurekette. Nachdem ich den wahren Sachverhalt hier eben klar gelegt habe, halte ich es nicht für notwendig, näher auf diese Punkte einzugehen. BEUTNER nahm deshalb ein besonderes Interesse an den Konzentrationsketten, weil er damit die Versuche von MACDONALD¹⁾ sowie seine Versuche an der Apfelschale mit JACQUES LOEB nachahmen wollte. Der Leser, der sich die Theorie klarmacht, wird den BEUTNERSchen Erklärungsversuchen gegenüber gewiß sehr skeptisch sein. Jetzt ist auch der Moment, um zu erklären, daß die von ABEL in dem Jubelband für NERNST²⁾ gegebenen Deutungen und Beweise für das Nichtvorhandensein von Teilungskoeffizienten in der Tat auf einer falschen Annahme beruhen. ABEL hat geglaubt, daß die Verteilung der Ionen bei starken Verdünnungen unabhängig wäre von der Anwesenheit anderer Ionen, also auch wohl der eigenen Ionen des Lösungsmittels — was, wie man sieht, falsch ist. Daß aber die Ionen sich bei hinreichend weitgehender Verdünnung nicht mehr binär in gleichen Mengen, sondern im wesentlichen beim Potentialsprung Null nach ihren Teilungskoeffizienten verteilen, kann man auf folgende Weise zeigen:

Da nur *eine* Potentialdifferenz an der Grenze herrschen kann, und diese sich durch den Elektrolytzusatz nach Voraussetzung nicht ändert, so gilt für jedes Kation die Formel

$$\text{konst.} = k^+ \frac{\gamma^+}{c^+}, \quad \text{also} \quad \frac{c^+}{\gamma^+} = \frac{k^+}{\text{konst.}},$$

für jedes Anion die Formel

$$\text{konst.} = \frac{c^-}{\gamma^- k^-}, \quad \text{also} \quad \frac{c^-}{\gamma^-} = k^- \text{ konst.}$$

Ist nun konst. nahezu gleich 1, so folgt die Behauptung, d. h. wenn die beiden Phasen gegeneinander den Potentialsprung 0 haben; aber auch, wenn das nicht der Fall ist, ist die Verteilung nichts weniger als gleich für Kation und Anion.

12. Eine Konzentrationskettenberechnung von WOSNESSENKY.

Ein lehrreiches Beispiel, wie man bei der Berechnung einer einfachen Konzentrationskette mit Hilfe der jetzt genügend oft diskutierten Fundamentalformel in die Irre geführt werden kann, kann man aus gewissen Versuchen von WOSNESSENKY³⁾ ersehen. Derselbe hat eine große Anzahl von Versuchen im wesentlichen nach BEUTNERSchem Vorgang angestellt, bei denen ein besonders eleganter Beweis, wie er meint, für das Vorhandensein von Phasen-

¹⁾ MACDONALD: Siehe Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 4, S. 874.

²⁾ NERNST: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 110.

³⁾ WOSNESSENKY: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 115, S. 405. 1925.

grenzpotentialen vorliegt. Er untersucht die Konzentrationskette von KCl in Amylalkohol und wendet darauf die Formel an:

$$E = \frac{RT}{F} \ln \frac{x \cdot x''}{x' N},$$

also bei einer einfachen Konzentrationskette diejenige Formel, die nach VAN LAAR BEUTNER für chemische Ketten mit einem gemeinsamen Ion angewandt hat. Dabei ist es sehr interessant, festzustellen, daß dem Autor total entgangen ist, daß die Betrachtung der Anionen genau das entgegengesetzte Potential zu berechnen gestatten würde, wie das der Kationen. Er gibt die folgende Tabelle an:

Sie scheint auf den ersten Blick absolut für die Richtigkeit seiner Rechnung zu sprechen. Da der Autor kein Wort von den Anionen sagt, und sie nicht etwa wie BEUTNER durch die Eigenschaften des Lösungsmittels unschädlich zu machen sucht, ist ihm der innere Widerspruch seiner Berechnung völlig entgangen. Bei konstantem Teilungsverhältnis würde er natürlich die Potentialdifferenz 0 bekommen. In Übereinstimmung mit SCHILOW und LEPIN¹⁾ verwendet er aber statt $c_1/c_2 = K$ die Formel $C_1/C_2^n = K$. Die Konzentrationsverhältnisse bleiben also nicht gleich. Die Differenzen der Logarithmen der Konzentrationsverhältnisse an den beiden Phasengrenzen haben daher einen positiven Wert. Aus dem Schema

<i>E</i> beobachtet	<i>E</i> berechnet
33,5	33,5
26,2	27,9
14,7	18,1
10,5	12,2
6,8	8,0
3,6	3,7
2,6	2,5
1,5	0,5
1,9	1,9

Hg	HgCl, N KCl	x KCl im Wasser	x' KCl im Amylalkohol	x'' KCl im Amylalkohol	N KCl, HgCl	Hg
		π_1	π_2	π_3	π_4	

ersieht man die Bedeutung der Buchstaben. Der Autor gibt die Berechnung detailliert an; für $x = 0,005$ N

$$\begin{aligned} x' &= 0,0000315 \text{ N,} \\ x'' &= 0,001744 \text{ N,} \\ N &= 1, \\ R &= 8,313, \\ T &= 290^\circ, \\ F &= 96546, \end{aligned}$$

findet er berechnet 33,5 mV und dasselbe auch experimentell. Er setzt hinzu, die Übereinstimmung sei vollständig. Der anscheinend übereinstimmende Versuch beweist aber nichts für die Existenz von Phasengrenzkraften, zumal da der Autor sich die Betrachtung der Diffusionspotentiale besonders leicht gemacht hat. Er sagt wörtlich:

„Hier sind π_1 und π_3 Diffusionspotentiale in Wasser und Amylalkohol, und im Falle KCl kann man sie vernachlässigen, da sie beiderseitig entgegengesetzt sind.“

Er nimmt ohne weiteres an, daß die KCl-Kette auch im Amylalkohol dieselbe elektromotorische Kraft haben muß wie im Wasser. Nun ist eine Konzentrationskette von KCl im Wasser bekanntlich sehr gering in ihrer elektromotorischen Kraft wegen der annähernden Gleichheit der Beweglichkeit des Anions und Kations. Im Amylalkohol ist uns aber das Überführungsverhältnis zwischen K und Cl zur Zeit gänzlich unbekannt. Es kann ebenfalls = 0,5 sein oder annähernd diesen Wert haben. Dann wäre die Schlußfolgerung des Autors natürlich richtig, daß er die Diffusionspotentiale vernachlässigen kann. Wenn man aber, worüber heute noch keine sichere Entscheidung möglich ist, annimmt, daß das Chlorion im Amylalkohol nur etwa $\frac{2}{3}$ der Wanderungsgeschwindigkeit des Kaliumions hat, so läßt sich die Kette rein monophasisch deuten ebenfalls mit Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung. Ich gehe so genau auf diese Mitteilung des russischen Autors ein, um zu zeigen, wie vorsichtig man sein muß, um aus Übereinstimmungen in solchen Fällen nicht zu weitgehende Schlüsse zu ziehen und das Problem der Konzentrationskette ins helle Licht zu setzen.

13. Spätere Versuche aus CREMERS Laboratorium.

Ehe wir in der Diskussion fortfahren, halte ich es für richtig, eine größere Versuchsreihe aus meinem Laboratorium zur Kenntnis des Lesers zu bringen. Um die Frage zu entscheiden, ob bei den Versuchen mit Nitrobenzol-Pikrinsäureketten, die schon wiederholt erwähnt sind, eine evtl. geringere Wanderungs-

¹⁾ SCHILOW u. LEPIN: Zeitschr. f. physik. Chem. Bd. 101, S. 353. 1922.

geschwindigkeit des H-Ions für den Effekt verantwortlich und eine wenigstens teilweise monophasische Deutung möglich sei, habe ich zunächst durch SCHWARTZ¹⁾ systematische Versuche darüber anstellen lassen, ob sich derselbe Konzentrations-effekt: Säure konz. gegen Säure verd. bei allen Säuren und bei allen Konzentrationen findet.

Die Versuche ergaben, daß die Richtung sehr von der Natur der Säure abhängt und daß verschiedene organische Säuren verschiedene Effekte geben können.

Als in meinem Laboratorium durch VON RANKE und MÜLLER²⁾ gefunden wurde, daß die Glasketten, wenigstens bei dem damals von uns benützten Glase, eine deutliche Zeit bis zur Einstellung brauchten und ihre definitive Potentialdifferenz sich in einer logarithmischen Kurve praktisch erst etwa in 4 Stunden einstellte, wurde veranlaßt, die SCHWARTZschen Versuche nachzuprüfen, und es ergab sich bei dieser Gelegenheit, daß nicht nur, was bei diphasischen Kräften im allgemeinen nicht zu verwundern ist, Unregelmäßigkeiten auftraten, d. h. Nichtreproduzierbarkeit in bezug auf die Größe der elektromotorischen Kraft stattfand, sondern daß auch der Sinn der Kette in den neuen Versuchen nicht wiedergefunden werden konnte. Dies führte zu mehreren neuen Arbeiten³⁾ mit ganz bestimmten Säuren. Es stellte sich bei dieser Gelegenheit heraus, daß z. B. die Essigsäure je nach ihrer Konzentration die eine oder die andere Richtung zu zeigen pflegt; die Regel, gewissermaßen das normale Verhalten, ist, daß der Strom in dem Nitrobenzol von der verdünnten zur konzentrierten Lösung fließt wenn man die diphasische Kette irgendwie schließt, also daß das konzentrierte Ende positiv elektrisch ist. Von anorganischen Säuren wurde nur Salzsäure untersucht, und diese gab, im Gegensatz zu den Angaben von SCHWARTZ, bei vielleicht reineren Materialien, besserem Leitfähigkeitswasser, ebenfalls den normalen Effekt. Der SCHWARTZsche Befund würde mit den Untersuchungen HABERS im Nitrobenzol dem Sinne nach übereinstimmen. Das Schwankende dieser Resultate sprach durchaus dagegen, daß es sich etwa hier um eine in Nitrobenzol stets vorhandene erheblich geringere Wanderungsgeschwindigkeit des H-Ions gegenüber dem Pikrinsäureion handelte, und bestärkte die Vermutung, daß hier diphasische Kräfte, die ja wohl leichter durch kleine Änderungen beeinflusbar sind als die monophasische, in Frage kommen.

Desgleichen lieferten Versuche, etwa eine erhebliche Differenz der Wanderungsgeschwindigkeit im Sinne der Verkleinerung der Überföhrungszahl des Kations bei der Pikrinsäure in Nitrobenzol nachzuweisen, die von Herrn ENDOH nach einer neuen Methode ausgeführt wurden, ein durchaus negatives Resultat.

Ich wandte mich daher der Aufgabe zu, durch einen geeigneten Zwischen-elektrolyten im Innern des Nitrobenzols die monophasische Kette entweder ganz aufzuheben oder doch wesentlich zu schwächen, und erkannte dann bald, daß in den sog. WALDENSchen Elektrolyten hierzu geeignete Mittel vorhanden sein müssen.

Die WALDENSchen Elektrolyte — ich nenne Tetraäthylammoniumjodid als sog. Normal-elektrolyt — und das pikrinsaure Piperidin, mit dem wir hauptsächlich arbeiten, lösen sich sehr leicht im Nitrobenzol und bilden damit im Verhältnis zur Pikrinsäure und deren Salzen sehr gut leitende Lösungen. Aus den älteren Angaben WALDENS schien hervorzugehen, daß diese Ionen auch ziemlich gleiche Wanderungsgeschwindigkeit zeigen, wenn auch nicht in so idealer Weise wie das Chlorkalium. Nach der neuen Tabelle, die UHLICH⁴⁾ herausgegeben

1) SCHWARTZ: Über Ketten mit Nitrobenzol. Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 129. 1924.

2) RANKE u. MÜLLER: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 2, S. 229. 1924.

3) ROSENBERG, H. u. R. WESTPHAL: Cremers Beitr. z. Physiol. Bd. 3, S. 225. 1926.

4) UHLICH: Über die Beweglichkeit der elektrolytischen Ionen. Berlin 1926.

hat, trifft das für Tetraäthylammoniumjodid nicht mehr zu, wohl aber scheint es noch annähernd erfüllt zu sein für pikrinsaures Piperidin. Hier ist zwar die direkte Bestimmung der Leitfähigkeit bei unendlicher Verdünnung mit Hilfe des sog. KOHLRAUSCHSchen Quadratwurzelgesetzes noch nicht ausgeführt, aber die gute Übereinstimmung in allen übrigen Lösungsmitteln, die das Produkt aus Reibungskoeffizienten und Wanderungsgeschwindigkeit für das Piperidin zeigt, gestattet doch die Abschätzung, daß die Differenz der Wanderungsgeschwindigkeiten der Ionen bei pikrinsaurem Piperidin nicht sehr erheblich sein kann.

Aus der UHLICHschen Tabelle ließ sich übrigens ein idealer Zwischenelektrolyt konstruieren, nämlich Tetraäthylammoniumjodid plus Tetraäthylpikrat, der ähnlich wirken würde wie die bekannte Mischung von Ammoniumnitrat und Kaliumnitrat, also eine Mischung, die ganz wie Chlorkalium wirken würde¹⁾. Unter gleichzeitiger Benutzung solcher WALDENSchen Elektrolyte und der neuen, durch BAUR und BÜCHI gewonnenen Kenntnisse läßt sich der Beweis noch zwingender gestalten. Zudem habe ich ihn auf eine Kette angewandt, bei der auch schon die Wanderungsgeschwindigkeiten, die nach der UHLICHschen Tabelle dem Tetraäthylammoniumjodid im Nitrobenzol zukommen, eine ganz erhebliche Verkleinerung der beobachteten Potentialdifferenz zur Folge haben müßten.

Ich konstruierte im Anschluß an meine alten Pikrinsäureversuche und unter Benutzung der von BEUTNER gefundenen Tatsachen über das allgemeine Verhalten organischer Salze mit organischem Kation resp. Anion die folgende Kette:

Gesättigtes pikrinsaures Natrium wurde mit Nitrobenzol, desgleichen eine normale Dimethyl-Anilin-Chloridlösung mit Nitrobenzol bis zum Gleichgewicht geschüttelt und zur Kette

pikrinsaures Natrium in Wasser / pikrinsaures Natrium in Nitrobenzol / Dimethyl-Anilin-Chlorid in Nitrobenzol / Dimethyl-Anilin-Chlorid in Wasser zusammengestellt und mit Hilfe von Chlorkalium- bzw. Ammoniumnitratelektroden gemessen²⁾. Sie gab ungefähr den Wert von 400 mV. Das Zwischenschieben gesättigter Lösung der beiden erwähnten WALDENSchen Elektrolyte hatte nur eine Verminderung des Gesamtpotentials auf etwa 350 mV zur Folge, die EMK. der Kette muß daher in der Hauptsache diphasisch gedeutet werden.

Ebenso ließ sich zeigen, daß durch Zwischenschalten eines WALDENSchen Elektrolyten in einer geeigneten Pikrinsäurekonzentrationskette der von mir zuerst beobachtete Effekt nicht vermißt wurde. Damit ist das Vorhandensein von Phasengrenzpotentialen m. E. experimentell erwiesen.

Schon BEUTNER glaubte einen unzweifelhaften Beweis dadurch erbracht zu haben, daß er einen indifferenten organischen Zusatz elektrolyten in die Phase mischte, d. h. durch die ganze Phase hindurch einschaltete; ferner auf eine andere komplizierte Weise, die er in dem 9. Abschnitt seiner Monographie beschreibt. Die von ihm erhaltenen elektromotorischen Kräfte sind aber so klein, die Verhältnisse an den Phasengrenzen so wenig durchsichtig, daß ich die zwingende Beweiskraft vermisste, die in den Arbeiten aus dem BAURSchen Laboratorium³⁾ und in den meinigen gegeben ist. Eine Zwischenschaltung verdient gegenüber der bloßen Zumischung unter allen Umständen den Vorzug.

Gemessen wurde auch eine Nitrobenzolkette, auf der einen Seite pikrinsaures Natrium und auf der anderen Seite nur Leitfähigkeitsdauer enthaltend. Elektromotorische Kraft = ca. 300 mV. Die analoge Kette mit Dimethyl-anilinchlorid ergab in der entgegengesetzten Richtung 100 mV, also ein experimenteller Beweis für die früher aufgestellte Beuaptung, daß auch eine verschieden-ionige Kette aus zwei Konzentrationsketten zusammengesetzt gedacht werden kann.

¹⁾ Auf den Gedanken eines Zwischenelektrolyten bin ich unabhängig von BAUR und BÜCHI gekommen. Vgl. die Abhandlung von ROSENBERG und WESTPHAL (zitiert aus S. 1030) sowie andere, noch unveröffentlichte Arbeiten aus meinem Laboratorium.

²⁾ Die näheren Details finden sich in einer noch nicht erschienenen Abhandlung von WAGNER, mitgeteilt von CREMER in der Sitzung der Physiologischen Gesellschaft Berlin, am 26. Februar 1926. Autoreferat in der Klin. Wochenschr. 1926.

³⁾ Vgl. BÜCHI: Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 30, S. 443. 1924.

Experimentell ergibt sich also die Existenz von Diphasenkräften — die von monophasischen Kräften ist selbstverständlich und es fragt sich nur, wie man sich zu der thermodynamischen Erklärungsmöglichkeit stellen soll.

14. Arbeiten von E. BAUR und seinen Schülern. DEBYES Theorie.

Wenn wir uns überall streng an die historische Entwicklung gehalten hätten, hätten wir die Arbeiten von E. BAUR in Zürich schon früher erwähnen müssen. Ich ziehe es aber vor, sie im Zusammenhang darzustellen, da BAUR anfänglich die diphasischen Kräfte als Verteilungskräfte leugnete und erst allmählich sich zu ihnen bekannt hat. Im Jahre 1905 hatte R. MALMSTRÖM¹⁾ in einer Abhandlung gesagt, „die Ionen würden sich also unter den gemachten Annahmen im Verhältnis zur dritten Potenz der Dielektrizitätskonstanten verteilen, was nicht so ganz unwahrscheinlich ist“. Unabhängig davon war BAUR²⁾ zu derselben Ansicht gekommen. Er gelangt zu einer Formel, indem er annimmt, daß die Ionen lediglich den von ihnen selbst ausgehenden elektrischen Kräften folgen, ohne durch besondere Verteilungskräfte außerdem beeinflußt zu werden. Er nimmt daher an, daß die Ionen (er wählt als Beispiel Kupferionen in den Phasen Wasser und Amylalkohol) solange übertreten werden, „bis das Potential derselben in beiden Lösungsmitteln gleich geworden ist. Gleiches Potential besteht dann, wenn die lineare Entfernung zweier benachbarter Ionen (die sich tetraedrisch anordnen würden) in den beiden Lösungsmitteln sich umgekehrt verhalten wie die Dielektrizitätskonstanten“³⁾. Die linearen Entfernungen sind aber den dritten Wurzeln der Konzentrationen proportional, man erhält also die Beziehung

$$\frac{D_1}{D_2} = \sqrt[3]{\frac{C_1}{C_2}}.$$

Er versuchte, seinem Satz experimentelle Stützen beizubringen. Diese kamen aber zur selben Zeit in überraschender Weise von ganz anderer Seite, nämlich durch WALDEN, der die Formel für gesättigte Lösungen seiner Normalelektrolyte, wenn auch in anderer Form, bestätigte.

BAUR⁴⁾ sagt: „Wir können also dem Versuchsmaterial WALDENS eine Bestätigung unseres Satzes entnehmen, allerdings zunächst nur auf gesättigte Lösungen bezogen. Wenn es erlaubt ist, dieses Ergebnis sofort zu verallgemeinern, so können wir, rückwärts schließend, aussagen, daß an der Trennungsfläche zweier dissoziierender Medien, welche Elektrolyte aufgelöst enthalten, keine elektrische Doppelschicht existiert, welche auf spezifische Teilungskoeffizienten der Ionen zurückzuführen wäre. Es ist wahrscheinlich, daß die besondere chemische Natur der ionisierten Stoffe, welche spezifische Teilungskoeffizienten verlangen würde, durch die ungeheuren elektrischen Ladungen der Ionen gänzlich verdeckt wird.“

Im Jahre 1913 veröffentlichte dann BAUR unter dem Titel: „Ein modernes Modell des elektrischen Organs der Fische“ eine interessante Abhandlung⁵⁾, in welchen er mehrere Diphasenkettens mit relativ hohen Voltzahlen konstruierte, bei denen er aber die Adsorption an der Oberfläche für die EMK. verantwortlich machte. Sie unterscheiden sich von den früher beschriebenen Versuchen CREMERs, BEUTNERs usw. hauptsächlich dadurch, daß die Elektrode in die lipophile Phase taucht. In einer Untersuchung von BAUR und KRONMANN über die Ionen-

¹⁾ MALMSTRÖM, R.: Versuch einer Theorie der elektrolytischen Dissoziation. Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 11, S. 797. 1905.

²⁾ BAUR: Über die Beziehungen zwischen elektrolytischer Dissoziation und Dielektrizitätskonstante. Zeitschr. f. Elektrochem. 1905, Nr. 5.

³⁾ Zeitschr. f. Elektrochem. 1905, Nr. 50, S. 937.

⁴⁾ BAUR: Zeitschr. f. Elektrochem. 1906, Nr. 39, S. 725.

⁵⁾ BAUR: Zeitschr. f. Elektrochem. Jg. 19, S. 590. 1913.

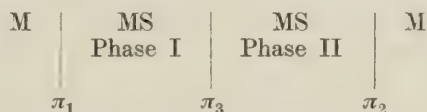
adsorptionspotentiale¹⁾ wurde weiteres experimentelles Material für diese BAURsche Meinung beigebracht. Der weitere Verlauf führte zu einer Diskussion mit BEUTNER und mit GYEMANT²⁾, worauf ich nicht im Detail eingehen möchte. Die Polemik wird von seiten BAURS geschlossen durch folgende Bemerkung³⁾: „In der Sache kann ich mich heute dahin bestimmter fassen: die Verteilung anorganischer Ionen geschieht wesentlich unspezifisch, die Verteilung organischer Ionen ausgeprägt spezifisch. Demgemäß erzeugen jene Verteilungspotentialsprünge nur von der Größenordnung der Millivolts, diese aber viel größere. Ich verweise diesbezüglich auf eine im *Receuil des trav. chim. des Pays-bas* erscheinende Mitteilung⁴⁾. Mit Herrn GYEMANT⁵⁾ stimme ich darin überein, daß beim vollständig ausgebildeten Verteilungsgleichgewicht die Adsorptionspotentialsprünge in Wegfall kommen.“ Von da an steht also BAUR den Verteilungspotentialen nicht mehr feindselig gegenüber, hat sich aber die Aufgabe gestellt, dieselben einzeln zu bestimmen. Zu diesem Zweck benutzte er den schon von LUTHER empfohlenen Weg, in den fremden Phasen capillarelektromotorische Kurven aufzunehmen. Bekanntlich hat HELMHOLTZ die Meinung ausgesprochen, daß das Maximum der Polarisierung dann eintrete, wenn die Doppelschicht Null sei und damit keine Potentialdifferenz zwischen dem Quecksilber und der Flüssigkeit vorhanden ist. Der Betrag der aufzuwendenden Polarisierung muß danach dem natürlichen Potentialsprung in beiden Phasen gleichgesetzt werden.

„Hierbei hat man sich zu überlegen, ob und wann eine solche Gleichsetzung zulässig ist. Wir wissen, daß dies nicht immer der Fall ist. Aus den Messungen von GOUY und neueren von H. FREUNDLICH geht hervor, daß man capillaraktive Ionen vermeiden muß. Sind solche vorhanden, so lagert sich vor den NERNSTschen Potentialsprung noch eine Ionenadsorption, welche das Maximum der Lippmann-Kurve nicht nur erniedrigt, sondern auch verschiebt. Es ist dann nicht mehr erlaubt, jenes mit dem isoelektrischen Punkt zu identifizieren. Dagegen ist man sich wohl darüber einig, daß gegen capillarinaktive Lösungen die Bestimmung einwandfrei ist. Erwiesen ist dies insbesondere für das Chlorid und Nitrat des Kaliums, für verdünnte Schwefelsäure und für Merkuronitrat in verdünnter Salpetersäure. Demnach haben wir uns auf diese Elektrolyte beschränkt, nämlich auf $\text{Hg}_2(\text{NO}_3)_2$, HNO_3 , KNO_3 , KCl und deren wäßrige Lösungen ins Verteilungsgleichgewicht gesetzt mit folgenden 9 Lösungsmitteln:

Phenol, Furfurol, Propylalkohol, Isobutylalkohol, Amylalkohol, Äthylacetat, Äthyläther, Chloroform, Anilin.

Wir bekamen in allen Fällen regelmäßige Lippmann-Kurven, bei den 6 letzten Lösungsmitteln allerdings erst, nachdem wir etwa Äthylalkohol zugesetzt hatten, um den sonst allzu großen inneren Widerstand zu überwinden.

Das Ergebnis ist ein völlig eindeutiges. Stets fallen die Maxima für zusammengehörige Lösungspaare zusammen, d. h., es ist $\pi_1 = \pi_2$ in der Kette



Die Genauigkeit, mit der diese Aussage gemacht werden kann, beträgt 5–10 mV, wie üblich für die Bestimmung absoluter Potentiale aus Elektrocapillarkurven.

Die Folgerung, die hieraus zu ziehen ist, lautet dahin, daß Phasengrenzkraft π_3 beim Verteilungsgleichgewicht innerhalb der Meßgenauigkeit gleich Null ist. Man darf diesen Satz zweifellos auf alle im Verteilungsgleichgewicht stehenden Lösungsmittel erweitern; ob er aber auf alle Ionen zu verallgemeinern sei, steht noch dahin. Vorläufig bezieht sich der experimentelle Nachweis auf 5 Ionen, nämlich: K , Hg_2^{++} , H^+ , Cl^- , NO_3^- . Wahrscheinlich wird

¹⁾ BAUR u. KRONMANN: *Zeitschr. f. physikal. Chem.* Bd. 92, S. 81.

²⁾ BEUTNER: *Zeitschr. f. physikal. Chem.* Bd. 104, S. 472. 1923.; *Zeitschr. f. Elektrochemie* Bd. 24, Nr. 7/8, S. 94. 1918. — GYEMANT: *Zeitschr. f. physikal. Chem.* Bd. 104, S. 475. 1923.

³⁾ BAUR: *Zeitschr. f. physikal. Chem.* Bd. 106, S. 157. 1923.

⁴⁾ *Rec. d. trav. chim. d. Pays-Bas.* Bd. 42, S. 656. 1923.

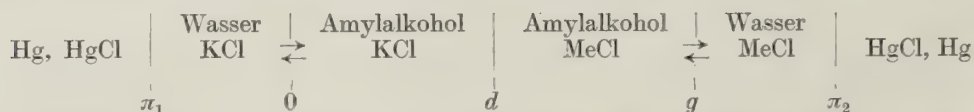
⁵⁾ GYEMANT: *Zeitschr. f. physikal. Chem.* Bd. 104, S. 475.

ein gleiches Verhalten für die Mehrzahl der anorganischen, normal beweglichen Ionen gelten; dagegen ist es wohl möglich, und theoretisch sogar vorherzusehen, daß die großen organischen, unternormal langsam beweglichen Ionen einen merklichen Ionenverteilungs-Potentialsprung entwickeln¹⁾.

Eine weitere Notiz BAURS²⁾ enthält polemische Bemerkungen gegen BEUTNER und namentlich auch gegen MICHAELIS, der ein überschwengliches Lob auf die BEUTNERSche Monographie in den „Naturwissenschaften“³⁾ erhoben hat; ferner eine Auseinandersetzung mit H. FREUNDLICH und A. GYEMANT in der Frage nach dem Vorhandensein und der Bedeutung der chemischen Verteilungskoeffizienten. Uns interessiert vor allem S. 42, die ich hier zum Abdruck bringe:

„Im übrigen habe ich nichts gegen spezifische Ionenteilungskoeffizienten, wenn man sie einwandfrei nachweisen kann. Von einem allgemeinen theoretischen Standpunkt läßt sich sogar beweisen, daß gerade solche Salze, die aus einem großen (also im allgemeinen capillaraktiven) und einem kleinen (also im allgemeinen capillarinaktiven) Ion bestehen, eine solche Phasengrenzkraft geben müssen. Nach privater Mitteilung von Herrn P. DEBYE kann man durch eine einfache, ganz allgemein gültige Betrachtung zeigen, daß die Gleichheit der Ionenradien die Bedingung dafür ist, daß die Phasengrenzkraft beim Verteilungsgleichgewicht verschwindet. Sie berechnet sich als proportional dem Unterschiede der Ionenradien. Da die Größe der Ionen sich in ihrer Beweglichkeit ausspricht⁴⁾, so hätten wir danach zu erwarten, daß die anorganischen Ionen von normaler Beweglichkeit nur kleine bis sehr kleine Phasengrenzkraft erzeugen. Anders wird es bei den großen, unternormal langsam wandernden organischen Ionen. In diesem Zusammenhange ist der Vermutung FREUNDLICHs durchaus beizupflichten, daß ein innerer Zusammenhang zwischen der Adsorbierbarkeit eines Ions und seinem Vordringen in die Nachbarphase bestehen könnte, dergestalt, daß beide Effekte im allgemeinen zusammen auftreten. Jede künftige Erörterung wird aber mit den nunmehr experimentell erwiesenen Tatsachen zu rechnen haben, daß wenigstens für einen Teil der Ionen, nämlich für die ungefähr gleich beweglichen, die Spezifität ihrer Teilungskoeffizienten zu vernachlässigen ist. In einem gewissen Bereich ist eine Anschauung erfahrungsgemäß bestätigt, die sich mir seit langem, von anderen Erwägungen ausgehend, aufgedrängt hatte.“

Ich setze in den folgenden Zeilen voraus, daß die Ansicht von BAUR richtig sei, möchte aber doch nicht unterlassen hervorzuheben, daß man daran auch recht ernstlich zweifeln kann. Wären diese Zweifel nicht möglich, so könnte ja über den absoluten Wert des Potentialsprungs Zink gegen Zinksulfat im DANIELLSchen Element nicht noch so große Unklarheit herrschen, wie sie tatsächlich heute besteht. Die Auffassung BAURS über die Bedeutung der capillarelektrolytischen Kurven nach HELMHOLTZ dürfte also nicht von allen Forschern geteilt werden. Wir betrachten nunmehr eine Kette nach den BAURSchen Gesichtspunkten⁵⁾:



„Ketten dieser und verwandter Art⁶⁾ haben, wenn die Chlorionkonzentration an beiden Kalomelektroden dieselbe ist ($\pi_1 = \pi_2$), eine elektromotorische Kraft $\varepsilon = d + g$, wo d das Diffusionspotential und g das zu bestimmende Phasengrenzpotential bedeutet.

Das störende Diffusionspotential darf nicht einfach vernachlässigt werden. Hierzu stehen zwei Wege zur Verfügung:

¹⁾ BAUR: Die Potentialdifferenz zwischen zwei flüssigen Phasen. Zeitschr. f. Elektrochemie 1922, Nr. 19/20. — Die Elektrocapillarkurven wurden durch H. WILD aufgenommen. — Elektrocapillarkurven in nichtwäßrigen Lösungen. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 103, S. 1. 1923.

²⁾ BAUR: Über Phasengrenzkraft. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 103, S. 39. 1923.

³⁾ MICHAELIS, L.: Naturwissenschaften Bd. 9, S. 218. 1921.

⁴⁾ HEVESY: Kolloidzeitschr. Bd. 21, S. 129. 1917.

⁵⁾ BAUR: Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 31, S. 514. 1925.

⁶⁾ BAUR, E. u. BÜCHI: Rec. trav. chim. pays-bas Bd. 42, S. 656. 1923.

a) Zusatz eines beliebigen indifferenten (d. h. chemisch verträglichen) Elektrolyten im Überschuß,

b) Zwischenschaltung einer Lösung bei d , welche die Eigenschaft haben soll, das Diffusionspotential zu verwischen.

Man möchte zunächst a) für gangbarer halten. Die Diskussion an Hand der Theorie von DEBYE¹⁾ und belegende Messungen, die sich bei BÜCHI²⁾ finden, zeigen aber, daß wegen unübersichtlichen Änderungen der g - und π -Werte dieser Weg nicht rätlich ist. Man muß vielmehr zum Zwischenelektrolyten nach b) greifen. BÜCHI zeigt an Hand der Formeln für Diffusionspotentiale von HENDERSON³⁾, daß zum Verschwinden des Diffusionspotentials es eine hinlängliche Bedingung ist, wenn die Lösungen zu beiden Seiten des Zwischenelektrolyten gleiche Leitfähigkeit besitzen. Die Wanderungsgeschwindigkeiten im Zwischenelektrolyten können dann ganz verschieden sein. Die Richtigkeit dieser Schlußfolgerung wurde von BÜCHI durch Messungen geprüft und bestätigt. Wenn aber die Leitfähigkeit des Zwischenelektrolyten größer ist (z. B. 10–20mal größer) als die Leitfähigkeit der angrenzenden Lösungen, so ist es zum Verschwinden des Diffusionspotentials völlig genügend, wenn die Leitfähigkeiten der letzteren größenordnungsmäßig gleich sind.

Es hat sich nun gezeigt, daß sich Salzsäure im Amylalkohol sehr viel stärker löst als Chloride, z. B. KCl und CaCl₂. Daher übertrifft die Leitfähigkeit der ersteren diejenige der letzteren bei weitem. Eine solche Lösung schien daher günstig als Zwischenelektrolyt. Daher würden, nach dem oben angegebenen Muster, Ketten mit $Me = Ca$ zusammengestellt und diese sowohl mit als ohne Zwischenschaltung von HCl im Amylalkohol gemessen.“

Auf diese Weise wird der Beweis geführt, daß für Calciumchlorid der Potential sprung ebenfalls Null ist. BAUR sagt gegen Ende der Abhandlung: „Man sieht ohne weiteres ein, daß das hier vorggeführte Verfahren sich auf beliebige andere Fälle anwenden läßt und daß es gestattet, jeden einzelnen Phasengrenz-Potential-sprung zu bestimmen.“

In der erwähnten Abhandlung von F. BÜCHI⁴⁾, und zwar im letzten Teil derselben, wird die Vernichtung des Diffusionspotentials durch einen Zwischen-elektrolyten beschrieben, die schon mehrfach erwähnt wurde. Daneben befindet sich aber in dieser Abhandlung auch die Anwendung der DEBYESchen Theorie auf die Phasengrenze. Leider ist die DEBYESche Theorie nicht in sehr einfacher Weise elementar darzustellen, wenigstens nicht so weit, daß die Formeln ohne weiteres verständlich werden. Ich will versuchen, im wesentlichen das den Physiologen Interessierende herauszuschälen.

Die alte Theorie von ARRHENIUS, die Dissoziationstheorie, genügt bekanntlich nicht mehr, wenigstens nicht mehr in allen Fällen dem modernen Fortschritt der Wissenschaft. An Stelle der alten Ionenkonzentration stehen theoretische Ionenmengen, die in die gebräuchlichen Formeln eingesetzt werden müssen, um zu einem Resultat zu kommen, z. B. in die Nernst-Formeln der Konzentrations-kette. Diese berechneten fingierten Ionenkonzentrationen werden Aktivitäten genannt, und man kann sie erhalten durch Multiplikation der Bruttoionen-konzentration mit einem Aktivitätskoeffizienten. Diesen Aktivitätskoeffizienten hat DEBYE für eine große Reihe von einfachen Fällen zu berechnen ermöglicht. In Fortführung der von GOSH, BJERRUM u. a. zuerst inaugurierten Lehre von der totalen Spaltung der Elektrolyte kann man die oft diskutierte LUTHERSche Betrachtung anstellen; man kommt dann zu einer ganz analogen Formel, wenn man die Aktivitäten statt der Ionenkonzentration im alten Sinne einsetzt. Man erhält also in ganz analoger Weise für eine einzelne Phasengrenze zweier gegebener Phasen die Potentialdifferenz durch die Formel

$$\varepsilon = \text{konst.} + \log \frac{a^*}{a},$$

¹⁾ DEBYE: Physikal. Zeitschr. Bd. 24, S. 185. 1923.

²⁾ BÜCHI, F.: Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 30, S. 443. 1924.

³⁾ HENDERSON: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 59, S. 118. 1907; Bd. 63, S. 325. 1908.

⁴⁾ BÜCHI, F.: Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 30, S. 443. 1924.

wenn mit a^* die Aktivität in der ersten und mit a die Aktivität in der zweiten Phase bezeichnet wurde. Sie entspricht vollständig dem früher diskutierten Fall: die Potentialdifferenz ist gleich dem Logarithmus des Ionenkonzentrationsverhältnisses; jetzt ist das Aktivitätsverhältnis an dessen Stelle getreten. Durch Einführung des Bruttoverteilungsverhältnisses, also des Verhältnisses ohne Rücksicht auf einen undissoziierten Anteil, der einfachen Konzentration der betreffenden Ionen und des Aktivitätskoeffizienten f_i , ferner durch Einführung einer Größe φ , die mit f_i nach der Gleichung zusammenhängt:

$$f_i = -z_i^2 \cdot \varphi,$$

wodurch φ definiert wird, bekommt man schließlich die folgende Gleichung:

$$\varepsilon = \text{konst.} - \frac{R T}{z_i F} \left[\frac{\sum \nu_i z_i^2}{\sum \nu_i} - z_i^2 \right] (\varphi^* - \varphi).$$

z_i bedeutet lediglich die Wertigkeit, ν_i die Anzahl des betreffenden Ions des zur Verteilung gelangenden Elektrolyts. Die Größen φ sind konzentrationsabhängige Größen. Es ergibt sich allgemein, daß der Wert des Grenzpotentials nur dann konzentrationsunabhängig ist, wenn der Ausdruck

$$\left(\frac{\sum \nu_i z_i^2}{\sum \nu_i} - z_i^2 \right) = 0 \text{ ist.}$$

„Wie man ersieht, trifft das nur dann zu, wenn das Salz in lauter gleichwertige Ionen zerfällt. In jedem anderen Fall ist ein Gang des Phasengrenzsprunges mit der Konzentration zu erwarten“ (BÜCHI).

Ich beschränke mich hier auf die Feststellung der Tatsache, daß nach den obigen Darlegungen über Konzentrationsketten die DEBYESche Formel noch längst nicht genügt, um den Phasengrenzsprüngen gerecht zu werden.

Für einen binären Elektrolyten ist der letztgenannte Klammerausdruck tatsächlich = Null.

Um in Übereinstimmung mit der Erfahrung zu bleiben, muß man entweder komplizierte Annahmen über den Ionenzerfall des Pikrats im Nitrobenzol machen, oder man muß die DEBYESche Theorie noch erweitern, so daß sie auch für binäre Elektrolyte gilt. Ich übersehe zur Zeit noch nicht, ob und wie weit das möglich ist. BÜCHI selbst sagt:

„Es ist klar, daß, wenn Umsätze stattfinden, z. B. Hydrolysen, die Konstanz noch weit weniger zutreffen wird. Des weiteren muß man sich klar sein, daß die DEBYESchen Formeln in nichtwäßrigen Medien vielleicht nicht so umfassend sind, entsprechend den Ausführungen N. BJERRUMS, nach denen in Medien mit kleiner Dielektrizitätskonstante in verstärktem Maße nichtuniverselle Größen, wie vor allem der Ionenradius, in Wirkung treten.“

Das dargelegte Verhalten des Grenzsprunges ist insofern von Interesse, als es die Allgemeinheit der Vermutung von E. BAUR, es sei der Grenzsprung im Verteilungsgleichgewicht gleich Null, begrenzt.“

15. Die DONNAN-Potentiale.

Im Jahre 1910 hat zuerst FREDERICK GEORGE DONNAN Mitteilungen über sehr interessante Versuche der Bestimmung des osmotischen Drucks der Kongsäure gemacht¹⁾.

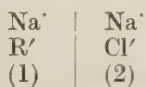
¹⁾ DONNAN u. HARRIS: The Osmotic Pressure and Conductivity of Aqueous Solutions of Congored and Reversible Membrane Equilibria. Journ. of the Americ. chem. soc. Bd. 99 2, S. 1554, 1911. — Ferner DONNAN: Theorie der Membrangleichgewichte und Membranpotentiale bei Vorhandensein von nichtdialysierenden Elektrolyten. Zeitschr. f. Elektrochem. Bd. 17, S. 572. 1911. Erste Mitteilung Dezember 1910, vorgetragen vor der Physiol. Ges. in London.

Kongorot ist das Natriumsalz der Diphenylbisazonaphthylaminsulfonsäure und besitzt in wäßrigen Lösungen kolloide Eigenschaften. Es diffundiert nicht oder nur sehr langsam durch eine Membran von Pergamentpapier; es läßt sich infolgedessen sein osmotischer Druck mit einem solchen Diaphragma messen. BAYLISS¹⁾ hat verschiedentlich solche Messungen ausgeführt. Das Maximum des Druckes, das er erhielt, variierte zwischen 88 und 97% des Wertes, den man kalkulieren konnte in der Annahme, daß das Kongorot in der Lösung als einfache undissoziierte und nicht aggregierte Molekularverbindung vorhanden ist, und BAYLISS berechnete unter diesen Voraussetzungen das Molekulargewicht von 696,5. Dieser Schluß ist allerdings nach den Untersuchungen DONNANS unhaltbar. BAYLISS fand ferner, daß der osmotische Druck des Kongorots durch die Gegenwart von Chlornatrium, Natriumhydroxyd und Kohlensäure herabgedrückt wurde. Die Versuche von DONNAN führten nun in der Tat insofern zu einer Bestätigung der BAYLISSschen Annahme, als das Kongorot bei hinreichend langer Dialyse gegen Wasser tatsächlich einen osmotischen Druck lieferte, der auf das angegebene Molekulargewicht paßte. Aber hierbei zeigte sich, daß das Kongorot Natronlauge an das Außenwasser abgab.

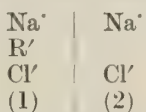
Andererseits wurde in Übereinstimmung mit BAYLISS festgestellt, daß die Anwesenheit von Natronlauge und Natriumchlorid den sonst gefundenen Druck stark herabsetzte. Außerdem ergab sich, daß das möglichst gereinigte Kongorot eine hohe spezifische Leitfähigkeit besaß. Die Erklärung für diese Diskrepanzen erblickte DONNAN darin, daß hier ein besonderer Fall osmotischen Gleichgewichts vorlag. Die dissoziierten Natriumionen können an sich rasch durch die Pergamentmembran hindurch, werden aber daran durch eine auftretende Potentialdifferenz gehindert, deren Nachweis und Begründung das Hauptresultat der DONNANSchen Untersuchungen darstellte. Wahres Gleichgewicht kann nur erreicht werden, wenn eine gewisse Konzentration von Na- und OH-Ionen auf der anderen Seite der Membran hervorgebracht wird; unter diesen Bedingungen kann natürlich der für dissoziiertes Kongorot errechnete osmotische Druck nicht erreicht werden. Immerhin gelingt es aber, auf diese Weise einen höheren osmotischen Druck zu erzielen, als der freien undissoziierten Säure zukommen würde. DONNAN gibt folgende theoretische Ableitung der vorliegenden Verhältnisse:

„Wir betrachten zuerst ein Salz NaR und setzen voraus, daß die Membran (im folgenden immer durch eine vertikale Linie angedeutet) für das Anion R' (und das undissoziierte Salz NaR) undurchlässig, für alle anderen hier in Betracht kommenden Ionen und Salze durchlässig ist. Die Ursache dieser Undurchlässigkeit sowohl wie den inneren Mechanismus der Membranwirkung überhaupt lassen wir zuerst beiseite. Es genügt, zu bemerken, daß die vermeintliche Undurchlässigkeit vielleicht nur eine sehr kleine Diffusionsgeschwindigkeit in der Membran bedeutet. Die zu besprechenden Gleichgewichte würden dann in letzter Linie keine wahren Gleichgewichte sein, doch werden sie praktisch wie theoretisch realisierbar sein, wenn die betreffenden Diffusionsgeschwindigkeiten genügend klein im Vergleich mit denjenigen der anderen Salze und Ionen sind.

Denken wir uns, daß wir zuerst an der einen Seite der Membran eine Lösung von NaR haben, an der anderen Seite eine Lösung von NaCl:

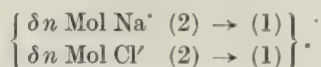


Das NaCl wird dann von (2) nach (1) diffundieren. Schließlich bekommen wir einen Gleichgewichtszustand:



¹⁾ BAYLISS: Proc. of the roy. soc. of London, Ser. B, Bd. 81, S. 345. 1909.

Bei diesem Gleichgewichte ist die für die isotherme umkehrbare Überführung eines Mols Na' von (2) nach (1) nötige Arbeit ebenso groß wie die durch die entsprechende isotherme umkehrbare Überführung eines Moles Cl' gewinnbare Arbeit. Mit anderen Worten, wir betrachten die folgende unendlich kleine isotherme und umkehrbare Änderung des Systemes:



Die hierdurch gewinnbare Arbeit (Abnahme der freien Energie) ist Null, deshalb

$$\delta n \cdot R T \log \frac{[\text{Na'}]_2}{[\text{Na'}]_1} + \delta n \cdot R T \log \frac{[\text{Cl'}]_2}{[\text{Cl'}]_1} = 0$$

oder

$$[\text{Na'}]_2 \cdot [\text{Cl'}]_2 = [\text{Na'}]_1 \cdot [\text{Cl'}]_1, \quad (1)$$

wo die eckigen Klammern molare Konzentrationen bedeuten. Bei der Ausrechnung der für diese virtuelle Änderung des Systems nötigen Arbeit brauchen wir keine Rücksicht auf einen etwaigen Potentialunterschied zwischen (1) und (2) zu nehmen, weil ebensoviel positive wie negative Elektrizität übergeführt wird.“

Unter der Voraussetzung vollständig elektrolytischer Dissoziation von NaR und NaCl und gleicher Volumina zu beiden Seiten der Pergamentmembran kommt man dann zu folgendem Schluß:

Ursprünglicher Zustand:				Gleichgewichtszustand:				
Na ⁺	R'	Na ⁺	Cl'	Na ⁺	R'	Cl'	Na ⁺	Cl'
c_1	c_1	c_2	c_2	$c_1 + x$	c_1	x	$c_2 - x$	$c_2 - x$
(1)		(2)		(1)			(2)	

Die algebraischen Symbole bedeuten die molaren Ionenkonzentrationen. Dann ist $x/c_2 \cdot 100$ die prozentuale Menge von NaCl, welche von (2) nach (1) diffundiert, und $c_2 - x/c_2$ das beim Gleichgewicht vorhandene Verteilungsverhältnis von NaCl zwischen (2) und (1).

Gleichung (1) gibt in diesem Falle die Beziehung:

$$(c_1 + x)x = (c_2 - x)^2$$

oder

$$x = \frac{c_2^2}{c_1 + 2c_2},$$

woraus folgt:

$$\begin{aligned} \frac{x}{c_2} &= \frac{c_2}{c_1 + 2c_2}, \\ \frac{c_2 - x}{x} &= \frac{c_1 + c_2}{c_2}. \end{aligned}$$

Ist c_2 klein im Vergleich mit c_1 , dann kann man schreiben:

$$\frac{x}{c_2} = \frac{c_2}{c_1}, \quad \frac{c_2 - x}{x} = \frac{c_1}{c_2}.$$

Nehmen wir z. B.

$$c_2 = \frac{1}{100} c_1,$$

dann ist

$$\frac{x}{c_2} = \frac{1}{100},$$

oder es diffundiert nur 1% des ursprünglich vorhandenen NaCl von (2) nach (1).

Ist dagegen c_1 klein im Vergleich mit c_2 , so folgt:

$$\frac{x}{c_2} = \frac{1}{2} \quad \text{und} \quad \frac{c_2 - x}{x} = 1,$$

wie man natürlich erwarten würde.

Die folgende kleine Zahlentabelle wird das Erscheinungsbild veranschaulichen:

Ursprüngliche Konzentration von NaR in (1)	Ursprüngliche Konzentration von NaCl in (2)	Ursprüngliches Verhältnis von NaR zu NaCl	Prozent NaCl von (2) nach (1) hingewandert	Verteilungs- verhältnis von NaCl zwischen (2) und (1)
c_1	c_2	c_1/c_2	$100 x/c_2$	$c_2 - x/x$
0,01	1	0,01	49,7	1,01
0,1	1	0,1	47,6	1,1
1	1	1	33	2
1	0,1	10	8,3	11
1	0,01	100	1	99

Das hier betrachtete Gleichgewicht ist natürlich unabhängig von unserer speziellen Voraussetzung, daß das NaCl anfangs nur in der Flüssigkeit (2) vorhanden war. Im Falle eines wirklich umkehrbaren Gleichgewichtes muß die Verteilung des NaCl dieselbe sein, wenn es anfangs nur in der Flüssigkeit (1) anwesend war.

„Wie man nach der obigen Tabelle sieht, ist die Wirkung des nichtdialysierenden, elektrisch dissoziierten NaR eine recht merkwürdige. Obwohl die Membran an und für sich völlig permeabel für NaCl ist, kann eine genügende Konzentration von NaR diese Permeabilität in *einer Richtung* fast völlig aufheben.

Dieses Resultat läßt sich nun wie folgt allgemein ausdrücken. Die Anwesenheit zu einer Seite einer Membran einer nichtdialysierenden, elektrolytisch dissoziierten Substanz kann bei genügend großer relativer Konzentration derselben eine zweite elektrolytisch dissoziierte, völlig dialysierbare Substanz mit gemeinsamen Ionen von dieser Seite in hohem Grade verdrängen oder ihren Durchtritt zu dieser Seite in hohem Grade verhindern. Das Merkwürdige dieser Erscheinung springt in die Augen, wenn man sie vom Standpunkt der scheinbaren Permeabilität der Membran aus betrachtet. Denn, zurückkehrend zu unserem konkreten Beispiel, ist die relative Konzentration von NaR an der Seite (1) genügend groß, so wird das NaCl in hohem Grade von (1) nach (2) ‚vertrieben‘, während andererseits das NaCl fast gar nicht von (2) nach (1) hindurchtreten kann. Dadurch erlangt die Membran eine scheinbare *einseitige* Permeabilität für das sonst leicht und völlig dialysierbare NaCl.

Solche Erscheinungen müssen eine große Rolle in der Physiologie spielen. Die nichtdialysierenden Kationen und Anionen der elektrolytisch dissoziierten Eiweißsalze sowie anderer Salze werden die Verteilung zwischen Zelle und umgebender Flüssigkeit von anderen Elektrolyten stark modifizieren können.“

Die Potentialdifferenz, die nun im Gleichgewicht existiert, läßt sich leicht ableiten: „Betrachten wir zuerst den Gleichgewichtszustand

Na ⁺	Na ⁺
R'	
Cl'	Cl'
(1)	(2)

Es seien π_1 und π_2 die Potentiale (für positive Elektrizität) der Lösungen (1) bzw. (2). Wird die Menge $F \delta n$ positiver Elektrizität von (2) nach (1) isotherm und umkehrbar übergeführt, so sind bei dieser Variation die folgenden Arbeitsmengen zu berücksichtigen.

a) Zunahme von freier elektrischer Energie = $F \delta n(\pi_1 - \pi_2)$.

b) Es wird $p \delta n$ Mol Na⁺-Ion von (2) nach (1) und gleichzeitig $q \delta n$ Mol Cl⁻-Ion von (1) nach (2) übergeführt, wo notwendig $p + q = 1$.

Die dadurch gewinnbare Arbeit beträgt

$$p \delta n R T \log \frac{[\text{Na}^+]_2}{[\text{Na}^+]_1} + q \delta n R T \log \frac{[\text{Cl}^-]_1}{[\text{Cl}^-]_2}.$$

Es muß deshalb

$$F \delta n(\pi_1 - \pi_2) = p \delta n R T \log \frac{[\text{Na}^+]_2}{[\text{Na}^+]_1} + q \delta n R T \log \frac{[\text{Cl}^-]_1}{[\text{Cl}^-]_2}$$

sein, woraus folgt, da

$$\frac{[\text{Na}]_2}{[\text{Na}]_1} = \frac{[\text{Cl}]_1}{[\text{Cl}]_2} = \lambda$$

und

$$p + q = 1,$$

$$\pi_1 - \pi_2 = \frac{RT}{F} \log \lambda.$$

Bei Zimmertemperatur (18°) ist

$$\frac{RT}{F} = 0,058,$$

wenn \log Dezimallogarithmus bedeutet und E in Volt gemessen wird.

Für den betrachteten vereinfachten Fall ist

$$\lambda = \frac{x}{c_2 - x} = \frac{c_2 - x}{c_2 + x},$$

wo

$$x = \frac{c_2^2}{c_1 + 2c_2}.$$

Wir bekommen deshalb in diesem Falle

$$\begin{aligned} E = \pi_2 - \pi_1 &= 0,058 \log \frac{c_1 + c_2}{c_2} \\ &= 0,058 \log \left(1 + \frac{c_1}{c_2} \right). \end{aligned}$$

Ist c_2 klein gegen c_1 , so folgt

$$E = 0,058 \log \frac{c_1}{c_2}.$$

Ist umgekehrt c_1 klein gegen c_2 , so konvergiert E gegen Null. Die folgende Tabelle zeigt den Verlauf von E .

c_1/c_2	E
1	+0,017
10	+0,060
100	+0,116
1000	+0,174

„Die im vorhergehenden erörterten Membranpotentiale müssen nun eine große Bedeutung für die Physiologie haben. Wir wissen, daß im Bau der Organismen wie in der lebenden Materie überhaupt Membranen überall vorkommen. Es ist kaum zu zweifeln, daß an solchen Membranen die hier behandelten Gleichgewichte und Potentiale existieren und eine wichtige Rolle spielen; die weitere Verfolgung dieser Erscheinungen könnte schließlich z. B. einen Beitrag zu der noch ganz mysteriösen Wirkungsart der Nerven liefern. Es ließe sich vielleicht auch eine Erklärung für die elektrischen Organe der ‚elektrischen‘ Fische auf ähnliche Weise finden.“

Ohne die Bedeutung der DONNANSchen Befunde irgendwie herabzusetzen, kann man doch sagen, daß sie prinzipiell für die Erklärung der Potentialdifferenz bei Vorhandensein anderer Phasen keine wesentlich neue Auskunft geben.

Die komplizierteren Fälle, die sich noch nach DONNAN berechnen lassen, will ich hier als außerhalb des Zweckes meiner Arbeit übergehen.

Den Fall der Berechnung, daß rechts von der Membran Chlorkalium statt Chlornatrium steht, sehe man im Original. Bemerkenswert ist, daß DONNAN selbst gemeinsam mit GARNER den Beweis dafür erbracht hat, daß auch eine einfache diphasische Kette zu einem Gleichgewicht (wenigstens zu einem relativen Gleichgewicht) führt und dabei das von DONNAN hinsichtlich der Konzentration erwartete Resultat liefert. Zu diesem Zweck untersuchte er gewissermaßen eine Membran aus Amylalkohol; da aber die Diffusion durch eine merk-

liche Schicht von Amylalkohol sehr lange Zeit erfordern würde, so begnügten sich die Autoren mit folgendem Kunstgriff:

Als im Amylalkohol nahezu unlösliches Salz nahmen sie Chlorkalium, als gut lösliches Lithiumchlorid. Sie ermittelten einerseits die Verteilung von Lithiumchlorid in Wasser und Amylalkohol, andererseits schüttelten sie eine wäßrige Lösung von Lithiumchlorid plus Chlorkalium mit Amylalkohol. Aus der Menge des im Amylalkohol wiedergefundenen Lithiumchlorids berechneten sie die Konzentration der Phase 2 an Lithiumchlorid, die im Gleichgewicht mit der Phase 1 der vorgelegten Mischung sein würde. Die zwei Schlußtabellen sind leider durch Druckfehler entstellt. Aber sie lassen das Resultat erkennen, daß das Verhältnis der Ionenkonzentration in der wäßrigen Phase 1 (Lithiumchlorid plus Kaliumchlorid) und in der wäßrigen Phase 2 (Lithiumchlorid), also das Produkt

$$L^{+} \cdot Cl^{-},$$

in beiden Phasen denselben Wert erreichte. (Die Konzentration der Ionen ist noch nach der Dissoziationstheorie berechnet.)

Verfasser sehen darin eine genügende Bestätigung ihrer Theorie¹⁾.

Für die Kolloidchemie sind die Ausführungen DONNANS von der allergrößten Bedeutung geworden. Es würde zu weit führen, hier auf alle Details einzugehen. Ich verweise auf die Arbeiten von JACQUES LOEB in den ersten Bänden des Journ. of General Physiology. Von sonstigen interessanten Bestätigungen der DONNANschen Theorie ist noch die Arbeit von BJERRUM über kolloides Chromhydroxyd zu erwähnen²⁾.

16. Bemerkungen über die einfachsten diphasischen Ketten.

Bis hierher haben wir uns, abgesehen von den erwähnten Glasketten, die für das Verständnis der Theorie nötig waren, im wesentlichen mit diphasischen Ketten, bestehend aus flüssigen Phasen, beschäftigt. Wir haben nur reine Lösungsmittel in den Kreis der Betrachtungen gezogen, gelegentlich wohl auch Mischungen derselben. Der Charakter dieser Phasen war der einer homogenen Flüssigkeit. Mit Rücksicht auf das Folgende sei namentlich hervorgehoben, daß, abgesehen von der Grenzfläche, 3 Inhomogenitäten in ihnen bisher wenigstens nicht angenommen waren. Wir können heute mit Sicherheit aussagen, daß zweierlei Kräfte bei diesen diphasischen Ketten in Frage kommen. Einmal ihrer Natur nach auf die Grenze beschränkte Kräfte, von mir diphasische Kräfte genannt, von anderen Phasengrenzkräfte, Phasengrenzpotentiale. Daneben sind Kräfte vorhanden, die durch das Experiment jedenfalls ins Innere der Phase verlegt werden können und welche den gewöhnlichen monophasischen Diffusions- oder osmotischen Charakter haben. Die Erklärung der letzteren ist im allgemeinen durch die NERNSTschen Untersuchungen so gegeben, daß an ihrem Charakter kein Zweifel mehr möglich ist. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den eigentlichen diphasischen Kräften. Man kann sie unter gewissen Voraussetzungen, die wir im einzelnen besprochen haben, thermodynamisch konstruieren, ohne sich über ihre Natur Rechenschaft geben zu müssen. Man kann aber auch mit NERNST eine Molekulareigenschaft, nämlich das Teilungsverhältnis, zu einer Ioneneigenschaft machen und von dieser Voraussetzung ausgehen. Durch entsprechende Annahme über die Größe dieser Verteilungskoeffizienten ist in jedem einzelnen Falle der Potentialsprung unter diesem Bilde zu begreifen.

Ja, man kann behaupten, die Teilungskoeffizienten der einzelnen Ionen sind nur die Namen für gewisse Konstanten, die sich bei den thermodynamischen Betrachtungen nach LUTHER usw. ergeben.

¹⁾ Equilibria Across a Copper Ferrocyanide and an Amyl Alcohol Membrane. Journ. of the Chem. soc. London Bd. 115, S. 1326. 1919.

²⁾ BJERRUM: Zur Theorie der osmotischen Drucke der Membranpotentiale unter Auslassung von Kolloiden. Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 110, S. 656. 1924.

Immerhin dürfte es oft zweckmäßig sein, mit den diphasischen Kräften zu operieren, ohne sich für die theoretische Deutung derselben nach der einen oder anderen Seite festzulegen. Über die Zweifel, die man am LUTHERSchen Standpunkt haben kann, wenn in der einen Phase nur sehr vereinzelte Ionen vorhanden sind oder wenn es sich um solche Ionen handelt, bei denen eine entsprechende Elektrode praktisch überhaupt nicht konstruiert werden kann, ist schon das Nähere gesagt worden. Aber das können wir auf jeden Fall feststellen: die Kräfte, die in solchen Ketten gemessen werden können, sind entweder diphasisch oder monophasisch; andere kommen im allgemeinen nicht in Betracht. Immerhin muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß jedenfalls vorübergehend Autoren wie BAUR mit Adsorptionspotentialen gerechnet haben, und neuerdings hat FRUMKIN¹⁾ eine Reihe von Untersuchungen veröffentlicht, die auch andersartige Möglichkeiten wenigstens in den Kreis der Erwägungen zu ziehen berechtigen. Es ist jedoch zu früh, darüber eine definitive Meinung zu äußern.

Gerade die DONNANSchen Potentiale haben Anlaß gegeben, wieder auf die ältere Vorstellung von *Ostwald* über Membranen als Ionensiebe zurückzukommen. Namentlich HÖBER hat das in mehreren Abhandlungen und in seinem bekannten Buche²⁾ getan, und neuerdings tritt MICHAELIS energisch dafür ein. Der Grundgedanke der bisherigen Entwicklung, soweit er für die Elektrophysiologie Nutzen hat, wird dadurch in keiner Weise berührt. Wäßrige Lösungen allein genügen nicht. Auf einen Versuch von H. ROHONYI³⁾ nach dieser Richtung will ich hier nicht näher eingehen. Ich muß mich begnügen, auf die Kritik dieser Versuche durch BEUTNER im Nachtrag zu seiner Monographie hinzuweisen. Wie gesagt, im allgemeinen genügen rein wäßrige Lösungen nicht, um die elektrophysiologischen Erscheinungen zu erklären. Man braucht unbedingt die neue Phase, und wenn man zum Teil in anderer Form wie ursprünglich OSTWALD zu der Siebtheorie zurückkehrt, so gibt man damit den Gedanken nicht auf, daß das Wesentliche zur Erklärung der Grundtatsachen der Elektrophysiologie in der Einführung einer neuen Phase zu erblicken ist. Indem wir die Theorie der Porenmembranen erst am Schluß besprechen wollen, wenden wir uns jetzt zu gewissen Untersuchungen, die als Übergang dazu gedacht werden können. Als Vorstufe sind die Beobachtungen BEUTNERS an der Niederschlagsmembran von Ferrocyankalium und Kupfersulfat zu nennen, auf die ich hier nur kurz hinweise. Zunächst behandeln wir Anordnungen, in welchen Gelatine, koagulierte und nichtkoagulierte Eiweiße zwischen zwei Lösungen geschoben und in ihrer Bedeutung als Mittelglied einer diphasischen Kette untersucht werden. Man hat es hier im allgemeinen mit einer inhomogenen oder dispersen Phase zu tun.

Die ersten Versuche dieser Art rühren aus dem HÖBERSchen Laboratorium von T. Y. MATSUO⁴⁾ her. MATSUO führt aus, daß durch gewisse Versuche von VORSCHÜTZ⁵⁾ und NATANSEN⁶⁾ am Muskel Zweifel entstanden seien, ob man die bioelektrischen Potentiale als diphasische Verteilungspotentiale auffassen kann.

Zunächst machte er vergleichende Versuche an Froschleber und Apfel einerseits und Ölketten andererseits und kam zu folgendem Ergebnis:

¹⁾ FRUMKIN: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 103, S. 43 u. 55. 1923, sowie spätere Abhandlungen in derselben Zeitschrift.

²⁾ HÖBER: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe.

³⁾ ROHONYI, H.: Biochem. Zeitschr. Bd. 66, S. 248. 1914. Zur Theorie der bioelektrischen Ströme.

⁴⁾ MATSUO, T. Y.: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 200, S. 132. 1923.

⁵⁾ VORSCHÜTZ: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 189, S. 181. 1921; Bd. 190, S. 54. 1921.

⁶⁾ NATANSEN: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 196, S. 637. 1922.

„Ziehen wir nun das Fazit aller bisher beschriebenen Versuche, um zu entscheiden, wieweit die organischen Gewebe als ‚Öle‘ im BEUTNERSchen Sinn angesehen werden können, so zeigt sich, daß Übereinstimmung herrscht im Verhalten gegenüber den Alkalisalzen und den fettsauren Salzen, im wesentlichen auch im sog. Konzentrationseffekt. Dagegen weichen organische Gewebe und Öle aufs deutlichste voneinander ab im Verhalten gegenüber den Farbstoffen und einigen organischen Salzen, wie Propylaminhydrochlorid und Tetramethylammoniumchlorid. Es kommen also zu den alten Einwänden gegen die Auffassung, daß die bioelektrischen Potentiale Ölkettenpotentiale seien, weitere hinzu.“

MATSUO suchte daher nach einer Phase, die dem Verhalten der organischen Gewebe mehr angepaßt war und wandte sich Versuchen an einer aus gerbsaurer Gelatine hergestellten Niederschlagsmembran zu.

An dem einen Ende eines 20–25 mm weiten Glasrohres wurde das untere Drittel durch eine Gallerte aus Handelsgelatine ausgefüllt, die durch Zusatz von Säure oder Lauge auf verschiedene Stufen der Reaktion zwischen $p_H = 1,7$ und 9,4 gebracht wurde. Außerdem enthielt sie $m/10$ -KCl oder NaCl. Die obere und untere Grenzfläche wurde 15 Stunden mit 2proz. Gerbsäure gegerbt und die auf diese Weise hergestellte Säule als zweite Phase verwendet.

Zuerst machte MATSUO Versuche mit verschiedenen Neutralsalzen. Bei denselben Anionen fand er folgende Reihe der Kationen bei den verschiedenen H-Ionenkonzentrationen:

$m/10$ Salz	Reaktion der Gelatinephase in p_H			
	9,4	7,1	4,7	3,7
Cs_2SO_4	— 1,5	— 4,9	— 8,3	—
Rb_2SO_4	— 0,3	— 4,4	— 7,3	—
K_2SO_4	+ 0,6	— 4,2	— 7,0	—
Na_2SO_4	+ 1,2	— 0,2	— 3,7	— 10,7
Li_2SO_4	+ 4,7	+ 0,1	— 1,0	—
$CsCl$	—	—	—	— 1,0
$RbCl$	—	—	—	— 0,7
KCl	\pm 0	\pm 0	\pm 0	\pm 0
$NaCl$	+ 5,7	+ 3,3	+ 0,9	— 1,5
$LiCl$	+ 13,2	+ 10,0	+ 3,9	— 2,0
$C_3H_7 \cdot NH_2 \cdot HCl$	+ 17,0	+ 9,4	+ 4,5	— 3,7
$(CH_3)_4N \cdot Cl$	+ 28,0	+ 13,0	+ 5,6	— 2,2

Es findet sich also ein Umschlagspunkt in der Reihe der Kationen, während bei den Anionen, obschon die Werte ebenfalls von der alkalischen zur sauren Seite immer negativer werden, eine Reihenumdrehung nicht stattfindet.

Es zeigt sich also „das völlig divergierende Verhalten von Öl und Membran und die Verwandtschaft zwischen physiologischem Objekt und Membran. Denn bei den Ölen ist die Wirkungsstärke von anorganischen und organischen Elektrolyten sehr verschieden und die Farbkationen negativieren, die Anionen positivieren, während gegenüber der Membran aus gerbsaurer Gelatine Farbstoff und Alkalisalz sich wenig unterscheiden und auch das Moment nur eine geringe Rolle spielt, ob der Farbstoff als Kation oder als Anion anwesend ist“.

Auch hinsichtlich des Konzentrationseffektes zeigen sich Unterschiede: er ist bei den Gerbsäureketten „ziemlich klein, er nimmt im allgemeinen mit der Verdünnung ab, während er bei den Ölketten zunimmt. Die Richtung des Konzentrationseffektes ist wie bei den Ölen abhängig von der Reaktion; den sauren Ölen entspricht die alkalische Gelatine, den basischen Ölen die saure Gelatine oder wohl richtiger ausgedrückt: auf der sauren Seite des isoelektrischen Punktes ist der Konzentrationseffekt negativ wie bei einem basischen Öl, auf der alkalischen Seite des isoelektrischen Punktes positiv wie bei einem sauren Öl“.

MATSUO diskutiert die Möglichkeit von DONNAN-Potentialen, deren Verhalten die von ihm untersuchte Kette in vielen Punkten entspricht. „Aber dennoch können die Phasengrenzkräfte in den Gelatineketten nicht bloß DONNAN-Potentialsprünge an einer Gelatinegallerte sein. Dagegen spricht die Feststellung, daß die Überlagerung der Gallerte mit der Membran aus gerbsaurer Gelatine von wesentlicher Bedeutung für die EMK der Kette ist, da die EMK durch die Anwesenheit dieser Niederschlagsmembran sehr verstärkt ist. Das bedeutet offenbar, daß wir es nicht bloß mit einem Verhalten gleich dem eines Kolloidalelektrolyten gegenüber einer gewöhnlichen Membran zu tun haben, sondern mit dem Verhalten einer Membran von noch beschränkterer selektiver Ionenpermeabilität, welche die höhere EMK bedingt. Man muß dann wohl weiter annehmen, daß die verschiedene Ladung der kolloiden Phase je nach saurer oder alkalischer Reaktion auch bewirkt, daß je nachdem Kation oder Anion in der Permeabilität bevorzugt wird.“

Die Versuche an Eiweißphasen.

Die Versuche von MATSUO mit gerbsaurer Gelatine wurden durch MOND und DEUTSCH ebenfalls im Laboratorium von HÖBER erweitert und auf eigentliche Eiweißkörper ausgedehnt.

MOND¹⁾ benutzte zunächst etwas dünnere Gerbsäure-Gelatinemembranen als MATSUO. Vor allen Dingen aber ersetzte er diese Membranen durch Gelatinegallerte, die nicht mit Gerbsäure behandelt war.

„Gewöhnliche Handelsgelatine wurde entweder mit HCl oder NaOH $\frac{1}{2}$ Stunde stehen gelassen, mit destilliertem Wasser ausgewaschen und ebenso wie neutrale Gelatine in 30proz. warmer Lösung in den gebogenen Teil eines U-Rohres eingefüllt, die Schichtdicke betrug etwa $1\frac{1}{2}$ cm; nach der Erstarrung wurde in die beiden Schenkel des U-Rohres die jeweiligen Salzlösungen nacheinander einpipettiert und die EMK gemessen.“

An dieser dicken hochprozentigen Gallerte bekam er besonders hohe Konzentrationseffekte. Die Kette erwies sich — z. B. für KCl — bei neutraler und saurer Gelatine im umgekehrten Sinne wirksam wie bei alkalischer Gelatine.

Er sagt: „Zunächst ist festzustellen, daß die erhaltenen EMK ganz wesentlich höher sind als die gewöhnlichen Diffusionspotentiale. So berechnet sich z. B. zwischen KCl 1 : 10 das Diffusionspotential zu 0,4 mV.“

Die Stromrichtung der ‚Gelatineketten‘ ist von der Reaktion der Gallerte abhängig. Saure und neutrale Gelatine verhält sich wie eine für Cl', alkalische Gelatine wie eine für K' reversible Kette. Es hängt das wieder zweifellos mit dem Ampholytcharakter der Gelatine zusammen.“

Indes störten ihn Irreversibilitätserscheinungen, und er versuchte mit Eiweißketten zu günstigerem Resultat zu kommen.

„Pferdeserum wurde elektrodialysiert, der ausgefallene Euglobulinniederschlag mit destilliertem Wasser gewaschen, dann in U-Röhrchen scharf zusammen zentrifugiert. In die Schenkel der U-Röhrchen wurden dann die Salzlösungen einpipettiert. Um einen Anhalt über den Einfluß der Reaktion zu gewinnen, brachte ich in einige der Röhrchen n_{10} -NaOH oder n_{10} -HCl, ließ etwa $\frac{1}{2}$ Stunde stehen und spülte die freie Säure bzw. Lauge mit destilliertem Wasser aus. Die Einwirkung der Säure oder Lauge kennzeichnet sich durch einige Millimeter dicke, transparente, aber feste Zonen des Eiweißniederschlages.“

Die Messungen an derartigen Euglobulinniederschlägen ergaben folgende Werte:

	Neutral	Alkalisch	Sauer
n_{10} -KCl gegen n_{10} -NaCl	= + 25,2 mV	+ 12,0 mV	+ 1,7 mV
LiCl	= + 27,5 „	+ 23,5 „	+ 1,4 „
(C ₂ Cl) ₄	= + 31,4 „	+ 29,8 „	+ 4,1 „
CaCl ₂	= + 44,5 „	+ 36,0 „	+ 12,5 „
— Ka, Na, Li, Tetra, Ca +		— K, Ka, Li, Tetra, Ca +	— K, Li, Na, Tetra, Ca +

¹⁾ MOND: Untersuchung zur Theorie der Entstehung bioelektrischer Ströme. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 203, S. 247. 1924.

Neutral	Alkalisch	Sauer
n_{10} -NaJ gegen n_{10} -NaSCN = - 13,4 mV	- 10,5 mV	- 5,4 mV
NaBr = - 1,0 „	+ 3,9 „	- 5,7 „
NaCl = + 6,0 „	+ 9,4 „	- 6,3 „
NaSal = - 13,8 „	3,0 „	- 20,0 „
NaSO ₄ = - 22,2 „	- 12,7 „	- 20,4 „
+ Cl, Br, SCN, Sal, SO ₄ -	+ Cl, Br, J, Sal, SCN, SO ₄ -	+ J, SCN, Br, Cl, Sal, SO ₄ -

„Auch hier erhalten wir prinzipiell dieselben Ergebnisse wie an gegerbten Gelatinemembranen und an biologischen Objekten. Die EMK sind hoch, die Kationen sind auf der alkalischen Seite vom isoelektrischen Punkt des Eiweißes stark wirksam, auf der sauren Seite unwirksam; die unregelmäßigen Reihen in Abhängigkeit von der Reaktion kommen zum Vorschein. Vor allem die Stellung der organischen Ionen entspricht genau der, wie sie an lebenden Organen gefunden wurde. Die EMK sind über viele Stunden konstant, die Reversibilität ist zufriedenstellend. Außer bei CaCl_2 und Na_2SO_4 stellt sich die Reversibilität bei nicht zu langer Einwirkung der Salze sofort ein, bei den erstgenannten Salzen erst nach einigen Minuten. Das steht übrigens auch im Einklang mit den Beobachtungen, die HÖBER am Muskel gemacht hat.

Wir haben also an diesem System ein Modell gewonnen, das den an Organen gemachten Befunden besser entspricht als die ‚Ölketten‘. Auch auf diese ‚Eiweißketten‘ muß die Phasengrenztheorie angewendet werden; eine andere Erklärung ist nicht möglich. Leider lassen sich die EMK vorerst nicht vorausberechnen. Es ist nicht bekannt, wie die Eiweißkörper mit den Salzen reagieren.“ Später sagt er noch, „die ‚Eiweißketten‘ stellen eine getreue Imitation der biologischen Ströme dar“. „Wir haben daher vorerst keinen Grund, die Theorie der Stromentstehung in den Geweben mit dem Vorhandensein von Adsorptionspotentialen zu komplizieren.“

DEUTSCH¹⁾ versuchte „hitzedenaturierte und dadurch unlösliche Eiweißkörper als Phase zu benutzen, erhielt aber nur negative Resultate. Die Potentiale erhoben sich nicht über den Wert von Diffusionspotentialen. Dagegen gelang es, durch Einengen der Lösungen mit einem Warmluftstrom verschiedene Eiweißkörper, wie Euglobulin, Albumin-Paraglobulin und Hämoglobulin zu einer schmierseifenähnlichen, plastischen Konsistenz zu bringen, die dann in geeigneten Röhrchen zur Messung kam. Dadurch wurde es möglich, an sich lösliche Eiweißkörper zu untersuchen“.

Diese Eiweißmasse wurde zum Verschluß eines geeigneten Trichterchens verwendet. Das untere Trichterende tauchte in eine n_{10} -Chlorkaliumlösung; in das Innere des Trichters wurde die zu untersuchende Lösung gegeben (im übrigen potentialfreie Ableitung). Nebenstehende Abbildung (Abb. 336) gibt das Resultat, wenn man NaCl , LiCl , $(\text{CH}_3)_4\text{NCl}$, $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_3\text{Cl})_2$, CaCl_2 in n_{10} -Lösung in den Trichter füllt.

Kurve *a* bezieht sich auf ganz frisches, die Kurve *b* auf 30 Stunden, die Kurve *c* auf 3 Tage altes elektrolysiertes Euglobulin aus Pferdeserum. Man

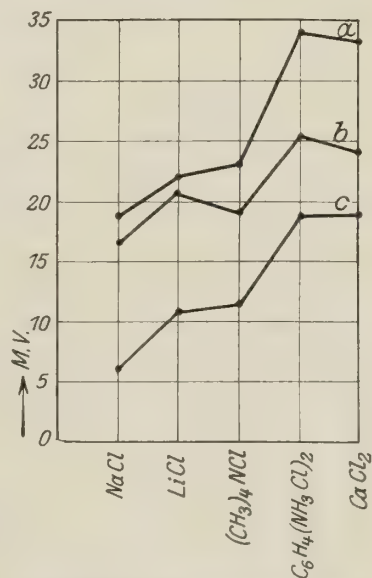


Abb. 336. Erklärung im Text.
(Nach DEUTSCH.)

¹⁾ DEUTSCH: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 209, S. 675. 1925.

sieht, daß die Eiweißpastillen in ihren elektromotorischen Eigenschaften mit der Zeit gegen Null konvergieren. Eine Pastille aus reinem Hämoglobin verhielt sich nicht wesentlich anders. Nach DEUTSCH ist folglich Lipoidsubstanz nicht notwendig, um Phasengrenzpotentiale zu erzeugen.

Auch besteht nach DEUTSCH „kein Zusammenhang zwischen Farbstoffaufnahme und Lipoidlöslichkeit mit elektromotorischer Wirksamkeit von Farbstoffen“. Dagegen zeigen mehrwertige Kationen wie Lanthan, ferner Alkaloide, wie Chinin und Cocain ziemlich starke Wirksamkeit. Die Narcotica haben keinen Einfluß. Reaktionsänderung der Eiweißphase macht sich ähnlich wie bei den Versuchen von MATSUO und MOND bemerklich. Bei diesen Versuchen haben wir es nicht mehr mit homogenen, sondern mit inhomogenen Phasen zu tun, aber man kann nicht sagen, daß in der Phase Poren vorhanden sind, wenn natürlich die einzelnen Teilchen auch so nahe aneinander kommen können, daß eine Porenwirkung möglich erscheint.

17. Polarisation. Versuche von BETHE und TOROPOFF.

Einen großen Einfluß auf die Ausbildung der Porenmembrantheorie hatten gewisse Versuche von BETHE¹⁾ sowie von BETHE und TOROPOFF²⁾, auf die wir etwas näher eingehen müssen.

Da es sich um Versuche nach Art von Polarisationsversuchen handelt, müssen wir hier auch auf Polarisation an diphasischen Ketten in Kürze eingehen. Die meisten Polarisierungen dieser Art wurden von NERNST und RIESENFELD im Prinzip untersucht. Sie gingen von einer symmetrischen Anordnung aus und durchströmten in der Absicht, die Wanderungsgeschwindigkeit im Medium zu bestimmen. Dadurch wurden nachträglich Konzentrationsdifferenzen gesetzt, durch die erst eine diphasische Kette zustande kam. Doch lag ihnen nicht daran, die elektromotorische Kraft dieser reinen Kette direkt zu messen. Meines Wissens ist das zuerst von SNYDER unter meiner Leitung geschehen³⁾.

Neuerdings habe ich diese Versuche wieder durch Herrn LURIE in meinem Laboratorium aufnehmen lassen; wir sind, namentlich wenn sehr verdünnte Elektrolytlösungen angewendet wurden, zu erheblichen Potentialdifferenzen an der Grenze der beiden Phasen gekommen. Sieht man von den eigenen Ionen der Lösungen ab, so kann es sich dabei nur um Konzentrationszu- oder -abnahme an den Phasengrenzen handeln. Man kann dies am einfachsten bei den binären Elektrolyten einsehen, wenn man sich sowohl in der wäßrigen Lösung wie in der Phase selbst eine Fläche parallel und sehr nahe der Phasengrenze gezogen denkt und untersucht, wieviele Ionen in den von diesen beiden Ebenen getrennten Raum hineingehen können, welche Ionenverschiebung also an der Phasengrenze stattfindet. Je nach den relativen Beweglichkeiten bekommt man dann entweder eine Konzentrationsvermehrung oder eine Konzentrationsverminderung und damit natürlich im allgemeinen eine elektromotorische Kraft.

Sind die eigenen Ionen der Flüssigkeiten nicht zu vernachlässigen, so kann es in diesem Falle nebenbei z. B. zur Säure- und Alkalibildung kommen, desgleichen bei komplizierten Elektrolytmischungen.

Ich lege Wert auf diese einfache Feststellung, da das Hauptphänomen, das bei BETHE und TOROPOFF zur Sprache kommt, nämlich die Säuerung auf der

¹⁾ BETHE: Zentralbl. f. Physiol. Bd. 23, Nr. 9. 1909; Internat. Physiol.-Kongr. Wien 1910; Münch. med. Wochenschr. 1911, Nr. 3.

²⁾ BETHE u. TOROPOFF: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 88, S. 686. 1914 u. Bd. 89, S. 597. 1915.

³⁾ SNYDER: Versamml. Dtsch. Naturforsch. u. Ärzte zu Köln 1909, Bd. 2 (2), S. 523; Nagels Handb. d. Physiol. Bd. 4, S. 915. 1909.

einen Seite einer Membran und das Alkalischwerden auf der anderen, auch bei einfachen diphasischen Ketten möglich ist (obschon BETHE und TOROPOFF diese Beobachtung nicht gelungen ist), so daß das Vorhandensein einer solchen auftretenden Säure oder einer Alkaleszenz noch nicht die poröse Natur der Membran beweist, wenn auch in den Versuchen von BETHE und TOROPOFF die Porosität für den Effekt gewiß sehr wesentlich gewesen ist.

Ich will die Berechnung der beiden Autoren mitteilen und verzichte deshalb darauf, sie genauer für die diphasische Kette durchzuführen, da sie im Prinzip nicht sehr verschieden ist. Im Anschluß an seine bekannten Versuche am Nerven, nach Durchströmung histologische Veränderungen nachzuweisen, untersuchte BETHE auch mit organischen Farbstoffen getränkte Gelatine. Auch diese zeigte ein Hellerwerden an einem Pol und eine Farbstoffanhäufung am anderen, ebenso zeigte nachträgliche Färbung vorher durchströmter Gelatinestreifen an den Polen das entgegengesetzte Verhalten der Färbbarkeit. Die Versuche an den gefärbten Streifen sprechen dafür, daß es sich um eine kataphoretische Erscheinung handelt. Jedoch blieb BETHE die Ausbildung eines Maximums zunächst unverständlich. Diese Verhältnisse wurden durch BETHE in Gemeinschaft mit TOROPOFF genauer untersucht, nachdem er bereits gefunden hatte, daß bei derartigen Durchströmungen auf der einen Seite Alkali-, auf der anderen Seite Säurebildung eintrat.

Da BETHE und TOROPOFF die Erscheinung auch an Retortenkohle und Tonplatten, also auch an sehr porösen Körpern fanden, so glaubten sie, die Erklärung der Erscheinung auf capillarelektischem Gebiete suchen zu sollen. Übereinstimmend mit den bekannten Versuchen von PERRIN an anorganischen Diaphragmen fanden die Autoren bei ihren Diaphragmen aus Gelatine, Kollodium usw. das gleiche Abhängigkeitsverhältnis der Wasserbewegung und der Konzentrationsänderungen von der Reaktion der Lösung und von der Art des vorhandenen Neutralsalzes

„d. h., wenn die Wasserbewegung umkehrte, so ging auch der Ort der Konzentrationszunahme auf die andere Seite herüber und fast bei derselben H-Ionenkonzentration, bei welcher die Wasserbewegung fehlte, trat auch keine Konzentrationsänderung ein. Konzentrationsänderung und Wasserbewegung müssen also in einem ursächlichen Zusammenhang miteinander stehen und die Erscheinungen an Gallerten können von den an porösen Diaphragmen aus isolierendem Material nicht getrennt werden.“

„Die Wassermenge, welche alle Anionen der freien Flüssigkeit als Hydratationswasser mit sich führen, sei gleich derjenigen, welche durch die Gesamtheit der Kationen in der entgegengesetzten Richtung transportiert wird. Dann würde ohne eingeschaltetes Diaphragma kein Wassertransport stattfinden. Würden nach Einschaltung des Diaphragmas alle Anionen an dessen Poren festgehalten, so würde als elektroendosmotisch übergeführte Wassermenge diejenige zutage treten, welche den im Diaphragma allein beweglich gedachten Kationen anhaftet. Findet schon ohne Diaphragma ein Wassertransport in der einen oder anderen Richtung statt, so wird sich nach dessen Einschaltung ein additives Verhältnis ergeben. Wasserbewegung und Konzentrationsänderung sind danach unlöslich miteinander verbunden, wie es unsere Versuche in der Tat zeigen.“

Die Ladung der festliegenden flüssigen Wandschicht kann man sich entweder durch Adsorption oder in geeigneten Fällen, z. B. Eiweiß, Gelatine usw., durch Dissoziation des Wandmaterials zustandekommend, denken. Die Natur der Eiweißkörper als amphotere Elektrolyten ergibt für diese besonders klare Vorstellungsmöglichkeiten, während man sich bei anderen Materialien, z. B. Kollodium, an die noch weniger geklärten Hypothesen der Adsorption zu halten hätte. Prinzipiell kommt beides auf das gleiche hinaus. Man wird in beiden Fällen den H⁺- und OH⁻-Ionen eine hervorragende Rolle bei dem Prozeß der Aufladung der Wand zuschreiben müssen; aber auch die Ionen der zugesetzten Neutralsalze werden einen ausschlaggebenden Einfluß ausüben können. Bei positiver Aufladung der benetzenden Wandschicht wird man in dieser unbeweglichen oder weniger beweglichen Flüssigkeitsschicht vorzugsweise Kationen gelegen sein lassen und im Innern der Poren Anionen als beweglich annehmen. Das Umgekehrte würde bei negativer Aufladung der Fall sein.

Eine allgemeine Vorstellung über die Art der zu erwartenden Konzentrationsänderungen erhält man durch folgende Überlegungen:

Es sei ein Elektrolyt mit dem Anion A und dem Kation Q in Wasser gelöst, und diese Lösung befinde sich mit dem Diaphragma im Verteilungsgleichgewicht. In der benetzenden Wandschicht der Poren seien eines dieser Ionen oder ein Ion des Wassers oder mehrere Ionen mehr oder weniger festgehalten. Dadurch wird die relative Beweglichkeit der übrigbleibenden Ionen im Innern der Poren vergrößert. Lassen wir jetzt eine Elektrizitätsmenge von einem Faraday durch freie Flüssigkeit und Diaphragma hindurchgehen und bezeichnen wir das Produkt aus der Konzentration jedes Ions und seiner relativen Beweglichkeit dividiert durch die Summe der Produkte für alle Ionen des gleichen Querschnittes in der freien Flüssigkeit mit den Buchstaben m, n, a, b und im Diaphragma mit m_1, n_1, a_1 und b_1 , so werden sich an dem Elektrizitätstransport der vier Ionen in folgender Weise beteiligen:

Freie Flüssigkeit:	Diaphragma:
$m Q'$	$m_1 Q'$
$n H'$	$n_1 H'$
$a A'$	$a_1 A'$
$b OH'$	$b_1 OH'$

Da durch jeden Querschnitt die gleiche Elektrizitätsmenge gehen muß, so ergibt sich die Bedingung:

$$m + n + a + b = m_1 + n_1 + a_1 + b_1 = 1. \quad (1)$$

Nehmen wir weiter an, daß die Elektroden vom Diaphragma weit entfernt sind, so daß in einer mittleren Zone die Konzentration konstant bleibt, so können wir die Vorgänge an den Elektroden vernachlässigen und die Veränderung an den Diaphragmagrenzen für sich betrachten.

Ziehen wir jetzt die Bilanz für eine Grenzschicht, und zwar für die Plusgrenze, so ergibt sich folgendes:

Die Grenze gewinnt aus der freien Flüssigkeit $m Q'$ und $n H'$, aus dem Diaphragma $a_1 A'$ und $b_1 OH'$, und sie verliert an die freie Flüssigkeit $a A'$ und $b OH'$, an das Diaphragma $m_1 Q'$ und $n_1 H'$.

Freie Flüssigkeit:	Diaphragma:
$+ m Q' \rightarrow$	$\rightarrow - m_1 Q'$
$+ n H' \rightarrow$	$\rightarrow - n_1 H'$
$- a A' \leftarrow$	$\leftarrow + a_1 A'$
$- b OH' \leftarrow$	$\leftarrow + b_1 OH'$

Das ergibt als Bilanz für die Plusgrenze:

$$B_+ = (m - m_1) Q' + (a_1 - a) A' + (n - n_1) H' + (b_1 - b) OH'. \quad (2)$$

Oder zu Molekülen zusammengefaßt:

$$\alpha) B_+ = (m - m_1) QA + (b_1 - b) H_2O + [(a_1 - a) - (m - m_1)] A' + [(n - n_1) - (b_1 - b)] H', \quad (3)$$

$$(a_1 - a) - (m - m_1) = (n - n_1) - (b_1 - b)$$

nach Gleichung (1),

$$B_+ = (m - m_1) QA + (b_1 - b) H_2O + [(n - n_1) - (b_1 - b)] HA. \quad (4)$$

Es tritt also, je nachdem der Ausdruck $(n - n_1) - (b_1 - b)$ positiv oder negativ ist, an der Plusseite eine Zunahme oder Abnahme der H' -Ionenkonzentration ein. Dieselben Veränderungen mit umgekehrten Vorzeichen ergeben sich für die Minusgrenze.

Die Auflösung der Gleichung (2) nach einer Veränderung der OH' -Ionenkonzentration ergibt:

$$\beta) B_+ = (a_1 - a) QA + (n - n_1) H_2O = [(m - m_1) - (a_1 - a)] Q = [(b_1 - b) - (n - n_1)] OH, \quad (5)$$

$$(m - m_1) - (a_1 - a) = (b_1 - b) - (n - n_1)$$

nach Gleichung (1)

$$B_+ = (a_1 - a) QA + (n - n_1) H_2O + [(b_1 - b) - (n - n_1)] QOH. \quad (6)$$

Beide Formeln setzen voraus, daß sich die Konzentration an den Grenzen während des Versuches nicht ändert, wie dies durch Bespülen der Grenze mit einer größeren Menge der Ausgangslösung zu ermöglichen wäre. In Wirklichkeit ist dies nicht ausführbar, da die Konzentrationsänderungen für den Nachweis zu gering würden.

Für das in dieser Art behandelte Problem des Auftretens saurer und alkalischer Reaktion an den Grenzflächen des Diaphragmas bei neutraler Ausgangslösung kommen folgende beiden Fälle in Betracht:

1. Es seien aus der neutralen Salzlösung die Anionen (A' das des Salzes und OH' das des Wassers) in die netzende Wandschicht getreten, die Kationen dagegen (Q' und H') im Innern der Poren frei beweglich. Dann ist

$$m_1 + n_1 = 1 \quad a_1 = 0 \quad b_1 = 0 \quad m_1 > m \quad \text{und} \quad n_1 > n.$$

Die Formel (6) geht dann über in:

$$B_+ = -a QA - (n_1 - n) H_2O + (n_1 - n - b) QOH. \quad (7)$$

Da n und b in neutraler Lösung klein sind, n_1 aber als relativ groß angenommen werden kann, so würde an der Plusgrenze alkalische Reaktion und zugleich Verlust an Neutralsalz eintreten, an der Minusgrenze dagegen saure Reaktion und Gewinn an Neutralsalz. Da andererseits im Diaphragma nur die Kationen als beweglich gedacht sind, so müßte die Wasserbewegung, falls nicht die Hydratation der Anionen die der Kationen in der freien Flüssigkeit sehr bedeutend übertrifft, mit dem positiven Strom gehen.

In der Tat decken sich die Ergebnisse unserer Versuche bei allen untersuchten Diaphragmen und bei den meisten Neutralsalzen mit diesen theoretischen Forderungen.“

18. Einfluß der BETHESchen Versuche auf die Theorie, welche die Membranen als Ionensiebe betrachtet.

Die Ionensiebtheorie der Membranen ist eine mechanisch sehr einfache, wenn es sich nur darum handeln würde, Ionen eines gewissen Molekularvolumens auszusieben. Die Vorstellung ist alsdann sehr ansprechend, und man wird sie jedenfalls als eine sehr mögliche bezeichnen können. Manche Donnan-Potentiale können natürlich so gedeutet werden, wie oben schon auseinandergesetzt wurde. Wenn man dann mit HÖBER annimmt, daß die Porenweite sich ändern kann und daß die Wände bald aufquellen, bald schrumpfen können, und dadurch engere und weitere Poren entstehen, so läßt sich eine Variabilität für verschiedene Ionen verstehen, aber schwierig ist es, auf diesem mechanischen Wege etwa den Ausschluß aller Kationen oder den Ausschluß aller Anionen von der Bewegung begreifen zu können. Durch die elektrischen Eigenschaften der Porenwand, die allerdings nicht allein durch ihr thermodynamisches Diphasenpotential bedingt sind, sondern bei welcher wahrscheinlich auch noch Adsorptionserscheinungen mitwirken, indem die einzelnen Ionen verschieden adsorbiert werden, ändert sich in der von BETHE gezeichneten Richtung die Bedeutung der Poren. Ebenso dann, wenn die Wand selbst Ionen abdissoziiert oder Ionen aufnimmt. In der Tat ist die Vorstellung möglich, daß es auf diese Weise im Grenzfalle zu einer großen Wanderungsverschiedenheit der Anionen und Kationen kommen kann. Da nun die Wand selbst noch relativ für Ionen durchgängig sein, also gleichsam eine gewöhnliche Diphaskette mit Shuntlöchern bestehen kann, die höchstens als eine Schädigung des Diphasenpotentials, aber nicht als eine vollständige Aufhebung zu betrachten sind, so ist es klar, daß die Phase mit Poren für die Erklärung von zahlreicheren Erscheinungen verwendet werden kann als die Phase ohne Poren. Aber andererseits ist zu beachten, daß man meiner Meinung nach stets den Versuch machen muß, mit den einfachsten Vorstellungen in der Naturwissenschaft auszukommen, und ich kenne bisher noch keine Versuche, die mit Sicherheit die Notwendigkeit erkennen lassen, in dem angedeuteten BETHESchen Sinne Porenmembranen für die Erklärung bioelektrischer Erscheinungen — ich meine hier Ruhe- oder Aktionsströme — heranziehen zu müssen.

Wie schon erwähnt, ist namentlich auch MICHAELIS¹⁾ neuerdings geneigt, die biologischen Membranen als Porenmembranen zu betrachten. Er deutet so

¹⁾ MICHAELIS: Die Permeabilität von Membranen. Naturwissenschaften Jg. 14, H. 3, 1926.

z. B. auch die Apfelhautmembran, welche BEUTNER, wie wir oben gesehen haben, untersucht hat. Hier ist aber sehr wohl zu beachten, daß das Herz, aus dem diese Membran besteht, in einem anderen Lösungsmittel (Guajacol), also als rein zwischengeschobene Phase, denselben oder analogen Effekt hat erkennen lassen, eine Bemerkung bei BEUTNER¹⁾, die MICHAELIS und FUJITA²⁾ vielleicht entgangen ist. Im übrigen aber haben sie unsere Kenntnisse über künstliche Membranen sehr erweitert. Ihre Versuche an Membranen aus Pergamentpapier aus Paraffin, Mastix, Wachs und Kautschuk ergaben erhebliche Potentialdifferenzen, die sich auf Undurchlässigkeit für Anionen beziehen. Das wäre natürlich auch bei ganz einfacher homogener Membran möglich, und man sieht nicht unbedingt ein, warum von MICHAELIS und FUJITA Poren angenommen werden müssen. Sie halten z. B. das Paraffin für homogen und nehmen an, daß nur in sehr feinen Spalten desselben die Erscheinungen ablaufen, da Paraffin als solches eine viel zu geringe Leitfähigkeit hätte. Man kann dagegen einwenden, daß, wenn das Paraffin bis zu nicht sichtbaren Rissen eingerissen werden kann, sich doch ebensogut Verdünnungsstellen in ihm befinden können, so daß die Diffusion durch die Verdünnungsstellen stattfindet. Daß eine rein spezifische Porenwirkung vorliegt, braucht meines Erachtens bei diesen Versuchen nicht zugegeben zu werden.

19. MICHAELIS und die Porenmembranen.

Ich gebe die Ansichten der Autoren nach der Selbstdarstellung von MICHAELIS³⁾ wieder.

Interessant ist, daß MICHAELIS ebenfalls die Glasketten als Porenketten auf diese Weise deuten will.

„Wenn wir nun den Versuch unternehmen, eine allgemeine Theorie dieser Membranwirkungen zu entwickeln, so mag als leitender Gedanke der Umstand dienen, daß eine Umkehrung des positivierenden Effektes auf die verdünntere Lösung einer Konzentrationskette in einen negativierenden Effekt nur bei denjenigen Membranen auftritt, welche aus einem elektrochemisch amphoteren Material bestehen, wie Gelatine und Eiweiß. Diese Körper haben gegen wässrige Lösungen, welche alkalischer sind als ihr isoelektrischer Punkt, eine negative Ladung, gegen saure Lösungen eine positive Ladung und bei der H-Ionenkonzentration, welche ihrem isoelektrischen Punkt entspricht, gar keine Ladung. Der einzige Fall, bei dem bei anderen Membranen eine Umkehrung des Effektes beobachtet wurde, Mastix-Thorium, ist ein Fall, bei dem diese sonst fast ausschließlich negativ geladenen Membranstoffen nachweislich leicht positiv umgeladen werden. Der Nachweis dieser Ladungen geschieht mit Hilfe der Methode der elektrischen Endosmose und Kataphorese und kann im Rahmen dieses Referates nicht näher besprochen werden. Jedenfalls weist diese Betrachtung darauf hin, daß die elektrische Ladung der Membranwand eine wichtige Rolle spielt bei der relativen Veränderung der Beweglichkeit von Anion und Kation. Diese Ladung ist aber nicht das einzige Moment. Die absolute Größe der Beweglichkeit einer Moleküllart wird sicherlich auch beeinflusst, wenn dieses Molekül gezwungen wird, durch die ultracapillaren Poren einer Membran zu diffundieren, unabhängig von der elektrischen Ladung der Membranwand. So würden wir etwa zu folgendem Gesamtbild kommen.

Zunächst beruht der Effekt einer Membran auf der Capillarsiebwirkung. Kleine Moleküle können passieren, große nicht. Diese Wirkung wird am reinsten zum Ausdruck kommen, wenn wir die Diffusion von Nichtelektrolyten untersuchen. Dies hat vor kurzer Zeit COLLANDER für die Ferrocyanokupfermembran ausgeführt und hat gefunden, daß die Durchlässigkeit in leicht erkennbarer Weise von dem Molekularvolumen des gelösten Stoffes abhängt. So diffundiert Harnstoff und Acetamid leicht, Zucker diffundiert nicht, und die verschiedenen Alkohole verlieren mit der zunehmenden Länge ihrer Kohlenstoffkette mehr und mehr an Diffusionsfähigkeit und viele andere Beispiele. Für unsere obenbeschriebene Kollodiummembran sei in Ergänzung der früheren, nur für Elektrolyte gemachten Aussagen

¹⁾ BEUTNER: Die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben. Stuttgart 1920.

²⁾ MICHAELIS u. FUJITA: Mitteilung I—VII in der Biochem. Zeitschr. Bd. 158, 159, 161, 162, 164. 1925.

³⁾ MICHAELIS: Naturwissenschaften Jg. 14, H. 3. 1926.

hinzugefügt, daß sie für Harnstoff permeabel ist, für Traubenzucker aber absolut nicht. Dies gibt uns zunächst eine Vorstellung von der Porengröße solcher Membran. Dagegen sind Membranen aus Pergamentpapier, Paraffin, Mastix, Wachs, Kautschuk in der früher beschriebenen Form deutlich durchgängig für alle Arten gelöster Substanzen, wofern diese nicht in kolloider Lösung sind, und bekanntlich sind auch Membranen von Gelatine für alle nicht kolloiden Stoffe durchlässig. Die gut durchlässigen Membranen sind nun gerade diejenigen, bei denen die elektromotorischen Effekte klein sind, während die z. B. für Zucker nicht durchlässigen Membranen, wie das Kollodium, es gerade sind, welche die theoretisch möglichen Maximaleffekte bei der Potentialbildung geben.

Betrachten wir nun zunächst die etwas besser durchlässigen Membranen, so finden wir, daß sie alle Ionenarten zwar noch durchlassen, aber daß die Permeabilität entweder sämtlicher Kationen oder sämtlicher Anionen relativ vermindert ist, und zwar vermindern diejenigen Membranen, welche eine negative Ladung haben, die Beweglichkeit der negativen Ionen und positiv geladene Membranen die der positiven Ionen. Es ist von Interesse, zu bemerken, daß wir zahllose Beispiele von Membranen haben, welche unter den verschiedensten Bedingungen negativ geladen sind und sich entweder gar nicht oder nur unter ganz besonderen Bedingungen, z. B. bei Anwesenheit des vierwertigen Thoriums oder evtl. des dreiwertigen Al^{+++} positiv umladen. Dagegen ist bisher keine Membran bekannt, welche *in der Regel* eine positive Ladung hätte. Alle bisher bekannten positiven Membranen sind in Wirklichkeit amphoter und ihre Ladung ist positiv nur bei einem Überschuß von H-Ionen der Lösung oder evtl. auch von vielwertigen Kationen. Am leichtesten sind die Membranen aus eiweißartigen Substanzen in positiv geladenem Zustande zu erhalten, und zwar gelingt dies hier schon durch eine Erhöhung der H-Ionenkonzentration über den isoelektrischen Punkt.“

„Das allgemeine Resultat scheint also zu sein: elektronegative Membranen vermindern die Beweglichkeit von negativen Ionen, elektropositive Membranen die von positiven Ionen. Wenn wir uns nun eine Vorstellung darüber machen wollen, woher die Ladung der Porenwand in der Membran stammt, so müssen wir diese als eine Folge der Ionenadsorption auffassen. Eine Membran erscheint negativ, wenn sie von den Ionen der Lösung die negativen stärker adsorbiert als die positiven. Diese Adsorption mag in einigen Fällen unter dem Bilde einer sog. physikalischen Adsorption erscheinen, so ist es der Fall bei der Paraffin- oder Kollodiummembran. In anderen Fällen mag der Adsorption ein chemisch definierbarer Vorgang zugrunde liegen. So ist es der Fall, wenn z. B. eine Gelatinemembran in saurer Lösung positiv erscheint. Dann adsorbiert die NH_2 -Gruppe ein H-Ion und wird dadurch zu der ammoniumartigen NH_3 -Gruppe. Der Mechanismus der Adsorption ist für den Effekt belanglos. Die negative Ladung der Membranwand bedeutet also, daß von den negativen Ionen, welche die in ihren Poren befindliche wäßrige Lösung enthält, ein Teil an der Wand der Membran fixiert und daher unbeweglich geworden ist. Infolgedessen muß bei einem Transport von elektrischem Strom durch die Membran die durchschnittliche Beweglichkeit der Anionen vermindert sein oder, besser gesagt, es beteiligen sich an dem Stromtransport relativ mehr Kationen als Anionen.“

„Diese Idee wurde zuerst von BETHE in einem anderen Zusammenhang entwickelt. Dieselbe relative Schwerbeweglichkeit der Anionen wird sich auch bei Diffusionsversuchen äußern. Wird nun die Porenweite der Membran immer kleiner, so daß z. B. Zucker nicht mehr durchgelassen wird wie beim Kollodium, so kommen zwei weitere Momente hinzu.

Erstens kann es kommen, wenn die Poren eng genug sind, daß das Wasser in den Poren überhaupt keine frei beweglichen negativen Ionen mehr enthält. Reines Wasser in einer so engen Pore besteht aus H_2O -Molekülen und freien H-Ionen, während die ihnen äquivalenten OH-Ionen an der Wand fixiert sind. Eine so beschaffene Membran ist für Anionen undurchgängig.

Zweitens kommt bei so engen Poren noch ein Einfluß der Capillarität auf die an sich durchgängigen Kationen hinzu. Ebenso wie Harnstoff durchgelassen wird, Zucker aber nicht, werden kleine Kationen durchgelassen, größere Kationen aber nicht. Unter der Größe des Kations ist allerdings nicht die nach dem eigentlichen Atomdurchmesser zu berechnende Größe zu verstehen, sondern es muß eine Wasserhülle dazugerechnet werden. Der hier zur Geltung kommende Ionenradius ist der auch in der DEBYESchen Theorie angenommene Radius, welcher sogar fast allein von der Wasserhülle des Ions vorgeschrieben wird. Daher ist unter den Alkaliionen das Li, welches das kleinste Atomgewicht hat, in unserem Sinne

doch als das größte Ion zu betrachten, weil es die größte Wasserhülle hat. Diese Wasserhülle wird man sich heute nicht als eine starre Hülle mit einer bestimmten Zahl von Wassermolekülen vorstellen, vielmehr handelt es sich um eine Polarisierung der als elektrische Dipole aufzufassenden Wassermoleküle infolge der elektrischen Ladung des Ions, nach der Theorie von BORN und FAJANS. Wenn ein Ion sich im Wasser bewegt, schleppt es diese Hülle mit, und zwar die H_2O -Moleküle der unmittelbarsten Umgebung mit größerer Kraft, die in größerer Entfernung befindlichen mit kleinerer Kraft.

Ist nun der Durchmesser eines Porenkanälchens von der Größenordnung eines solchen scheinbaren Ionendurchmessers, so muß die Beweglichkeit des Ions in der Pore in starkem Maße von dem Volumen der Hydratationshülle beeinflußt werden, in viel stärkerem Maße als bei der Diffusion in freiem Wasser. Denn die der Porenwand anliegende Schicht von H_2O -Molekülen müssen wir uns als fest adhären vorstellen. Gehören nun diese wandständigen H_2O -Moleküle noch zu der Attraktionssphäre eines Ions, so wird die bei der Bewegung des Ions auftretende reibungsartige Gegenkraft stark erhöht. Daher kommt es, daß die Unterschiede der Beweglichkeit selbst der an sich durchgängigen Ionenarten zwar in derselben Reihenfolge, aber stark übertrieben gegenüber den Unterschieden der Beweglichkeit im Wasser erscheinen. Ist die Polarisierung des Ions auf das umgebende Wasser stark genug, wie bei mehrwertigen Kationen, so kann die Beweglichkeit selbst eines positiven Ions in der negativen Membran praktisch verschwinden.“

„Die Wirkung der capillaren Räume ist also eine doppelte. Erstens bei gewöhnlichen nichtelektrischen Molekülen die Raumbeschränkung, welche bei größeren Molekülen bis zur Impermeabilität führt, zweitens bei Elektrolyten noch dazu eine elektrische Wirkung. Diese ist wiederum von doppelter Natur. Erstens muß eine Ladung der Wand sämtliche Ionen von der ihr gleichen Ladung in der Bewegung hemmen; diese Wirkung ist also bei einer Membran von gegebenen Bedingungen *entweder nur* auf Kationen *oder nur* auf Anionen gerichtet. Zweitens bewirkt die Ladung des Ions selbst eine elektrostatische Fesselung der umgebenden Wassermoleküle, welche, wenn sie in das Bereich der Adhäsions-sphäre der Porenwand fallen, eine Retardierung des Ions hervorbringen müssen, deren Größe von der Kraft abhängt, mit welcher die Wasserhülle an das Ion gebunden ist.“

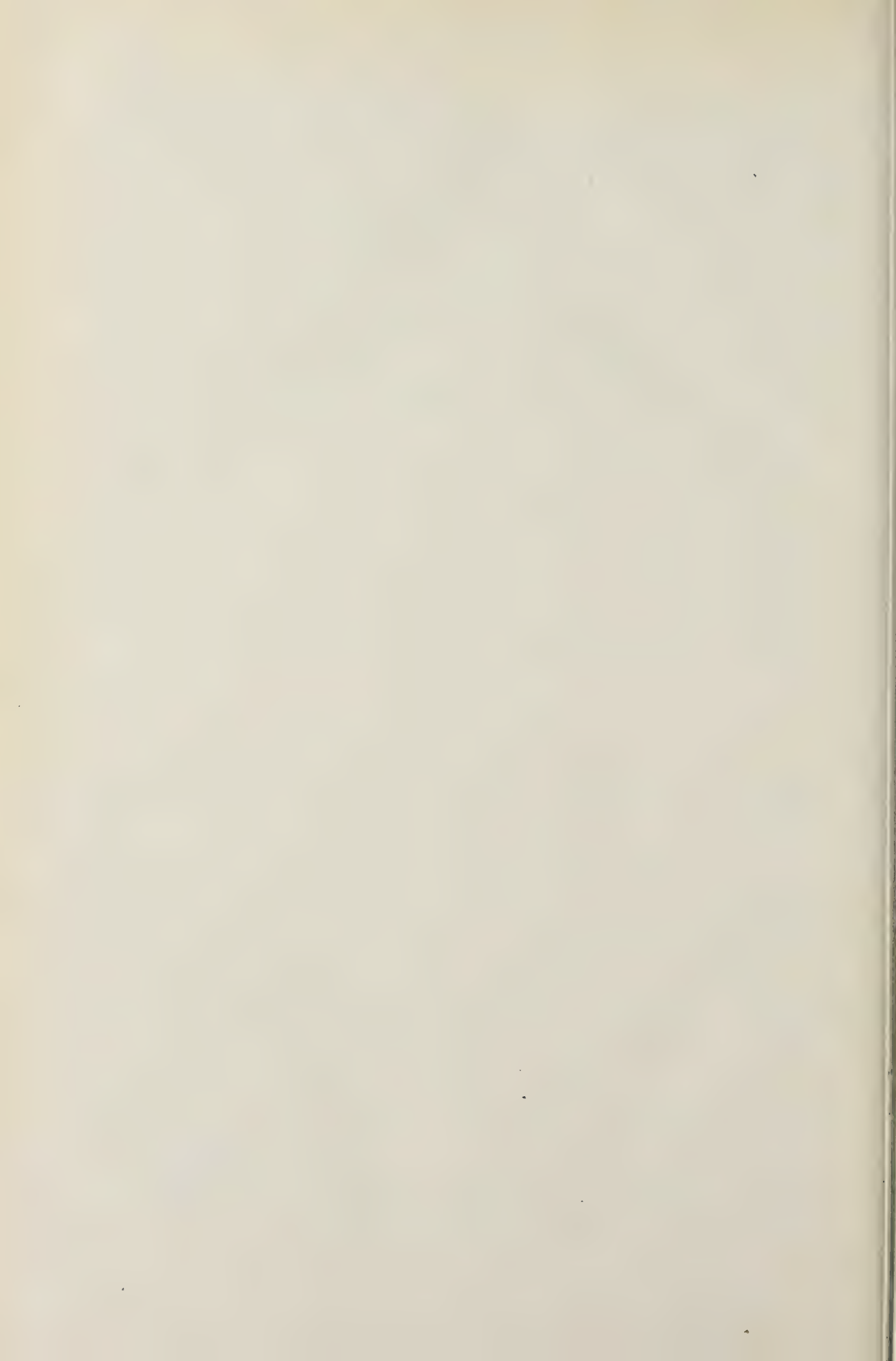
20. Schlußbetrachtung.

Wie in der Einleitung hervorgehoben, kann es die Aufgabe dieses Abschnittes nur sein, die theoretischen Grundlagen für die Deutung der elektrophysiologischen Erscheinungen beizubringen. In das Detail einzugehen und zu unterscheiden, welche von den hier erörterten Möglichkeiten bei einer bestimmten elektrophysiologischen Erscheinung nun tatsächlich Platz greift, betrachte ich nicht als Aufgabe dieses Abschnittes, wenn wir auch hier und da zu näheren Erläuterungen und zu besserem Verständnis uns auf die Möglichkeit der Verwendung der theoretisch gefundenen Dinge, z. B. des Konzentrationseffektes, mit Rücksicht auf Versuche von MACDONALD u. a. beziehen mußten. Die Frage, ob die alte BERNSTEINSche Membrantheorie in ihrer ursprünglichen oder in einer modernen Gestalt beizubehalten ist, ist nach meiner Meinung Angelegenheit des Bearbeiters der Ruhestrome des Muskels und des Nerven. Nur so viel sei mir gestattet hervorzuheben, daß wir noch weit davon entfernt sind, etwa in allen Details die Dinge, um die es sich hier handelt, erklären zu können. Es ist schon ein großes Verdienst dieses Jahrhunderts gewesen, daß es die Notwendigkeit der Heranziehung einer zweiten Phase klar erkannte und daß die Versuche, mit bloß wäßriger Lösung und wäßrigen Ketten die bioelektrischen Erscheinungen zu erklären, erledigt sind.

Ob die Membran, soweit sie lebende Membran darstellt — ich meine nicht die durch Formalin nicht beeinflussbare Apfelschale —, nur Lipoid- oder Eiweißmembranen sind, ob sie Poren haben oder nicht, das wird vermutlich noch sehr

oft Gegenstand der Diskussion sein. — Noch eine Bemerkung kann ich nicht unterdrücken.

Man findet die Begriffe Permeabilität, Impermeabilität, Durchlässigkeit, mehr oder minder große Verdichtung der Membran, Auflockerung der Membran schlagwortartig in der ganzen Literatur der Elektrophysiologie gebraucht. Fragt man nun einen Fachmann auf diesem Gebiete nach einer Definition, so ist es leicht zu erkennen, daß eine große Schwierigkeit vorliegt und eine solche Definition nicht leicht zu geben ist. Bei der einfachen diphasischen Kette kann die Durchlässigkeit erstens vom Teilungsverhältnis und zweitens vom Diffusionskoeffizienten der Membran, also von den Wanderungsgeschwindigkeiten, abhängig sein. Was meint man nun, wenn man von größerer Durchlässigkeit spricht? Hier kann nur gewarnt werden. Auch hier wird der Fortschritt im wesentlichen davon abhängen, daß die allgemeinen Grundlagen noch fester begründet werden, auf denen das Gebäude der einfachsten diphasischen Ketten beruht. Welche Schwierigkeiten noch zu überwinden sind, haben wir reichlich gesehen. Ein Fortschritt ist da, aber es bleibt noch viel zu tun.



Lichtenergie.

Die Lichtentwicklung bei Pflanzen.

Von

GUSTAV KLEIN

Wien.

Mit einer Abbildung.

Zusammenfassende Darstellungen.

DUBOIS, R.: Les microbes lumineux. Lyon 1889. — DUBOIS, R.: Nouvelles recherches sur la phosphorescence de la viande. Lyon 1891. — DUBOIS, R.: Leçons de physiologie générale et comparée II. Biophotogenèse ou production de la lumière par les êtres vivants, S. 451. Paris 1898. — MOLISCH, H.: Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie. 2. Aufl. Jena: Fischer 1912. — MANGOLD, E.: Die Produktion von Licht. Handb. d. vergleich. Physiol. von H. WINTERSTEIN, Bd. 3, 2. Hälfte, S. 225—392. Jena: Fischer 1910. — PRATJE, A.: Das Leuchten der Organismen. I. Eine Übersicht über die neuere Literatur. Ergebn. d. Physiol. von ASHER u. SPIRO, Bd. 21, S. 166, Abt. 1. München: Bergmann 1923. — HARVEY, E. N.: The nature of animal light. Monogr. on exp. Biol. Philadelphia u. London 1920.

Noch mehr als die Produktion anderer Energieformen hat besonders die im Organismus so seltene Entwicklung von Licht das wissenschaftliche und allgemein menschliche Interesse wachgerufen und erhalten. Im Pflanzenreich sind es nur 3 Gruppen von Lebewesen, die nach allen bisherigen Erfahrungen selbständig Licht zu erzeugen vermögen: Peridineen, Bakterien und Pilze. Dabei entspricht die Art der Lichtentwicklung bei den Peridineen dem typisch tierischen Leuchten der anderen heterotrophen Protisten. Deshalb sollen die leuchtenden Peridineen, wenn sie auch von den Botanikern wegen ihrer kohlenensäureassimilierenden Chromatophoren zu den einzelligen Thallophyten gestellt werden, der Einheitlichkeit halber beim tierischen Leuchten behandelt werden. Dagegen ist das Leuchten der Bakterien und Pilze ganz einheitlicher Natur. Die Geschichte ihrer Lichtentwicklung ist aufs engste mit der Kenntnis vom Leuchten toter Organismen und verwesender organischer Substanz verknüpft. Bei einer spezi-fischen grünen Pflanze kennen wir bisher eine Lichtentwicklung nicht.

Leuchtende Pilze.

Schon seit alters (Aristoteles, Plinius) war das Leuchten des Holzes bekannt und vom Aberglauben umspinnen. Das Phänomen wurde bereits zu Anfang des 19. Jahrhunderts genau beschrieben und vielfach als chemischer Vorgang, als Oxydationsprozeß verwesenden Holzes [HEINRICH¹⁾, SCHMITZ²⁾]

¹⁾ HEINRICH (PLACIDUS): Die Phosphoreszenz der Körper usw., S. 313ff. Nürnberg 1815.

²⁾ SCHMITZ, J.: Über den Bau, das Wachstum usw. d. Rhizomorpha fr., S. 487, Linnaea 1843.

gedeutet; erst HELLER¹⁾ und später LUDWIG²⁾ erkannten das Leuchten des Holzes als biologischen Vorgang, als Lichtproduktion von Pilzsträngen, eine Tatsache, die heute unumstritten ist. Lange nachher wurden diese Mycelstränge, die für eine eigene Pilzgattung, *Rizomorpha fragilis*, gehalten wurden, als Sklerotien, Dauermycelien, des verbreiteten Speisepilzes *Hallimasch* (*Armillaria mellea*) erkannt. Heute sind durch zahlreiche Beobachtungen und besonders durch die Kulturversuche nach den bewährten bakteriologischen Methoden, die vielfach (BREFELD, KUTSCHER und besonders MOLISCH) zu Reinkulturen führten, eine Anzahl von holzbewohnenden Pilzen bekannt geworden, die teils nur im Mycel, das sich zwischen Holz und Rinde ausbreitet, teils nur in der Sporenschichte, dem Hymenium, an der Unterseite des Hutes oder, wie die meisten, an ihrem ganzen Körper Licht produzieren. Die folgende Tabelle möge eine Übersicht der leuchtenden Pilze nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse geben³⁾.

1. *Polyporus noctilucens* Lagerheim (Angola). — 2. *Panus incandescens* Berk et Br. (Australien). — 3. *Locellina illuminans* P. Henn. (Celebes). — 4. *Locellina noctilucens* P. Henn. (Neu-Pommern). — 5. *Pleurotus candescens* Müll. et Berk. (Australien). — 6. *Pleurotus facifer* Berk. et Curr. (Pennsylvanien). — 7. *Pleurotus Gardneri* Berk. (Brasilien). — 8. *Pleurotus illuminans* Müll. et Berk. (Australien). — 9. *Pleurotus japonicus* Kawamura (Japan). — 10. *Pleurotus lampas* Berk. (Australien). — 11. *Pleurotus lux* Harriot (Tahiti und Borabora). — 12. *Pleurotus nidiformis* Berk. (Australien). — 13. *Pleurotus noctilucens* Lév. (Australien). — 14. *Pleurotus olearius* (D. C.) Fries (Süd- bis Mitteleuropa). — 15. *Pleurotus phosphorus* Berk. (Australien). — 16. *Pleurotus Prometheus* Berk. et C. (Hongkong). — 17. *Agaricus Emerici* Berk. (Andamanen). — 18. *Agaricus igneus* (Rumph.) P. Henn. (Amboina). — 19. *Omphalia Martensii* P. Henn. (Borneo). — 20. *Mycena illuminans* P. Henn. (Java). — 21. *Collybia tabescens* (Scop.) Fr. (Südeuropa). — 22. *Clitocybe illudens* (Schwein.) Fr. (Nordamerika). — 23. *Tricholoma acerbum* (Bull.) Fr. (Europa). — 24. *Armillaria mellea* (Vahl) Fr. (Europa). — 25. *Ileodictyon cibarium* Tul. (Austr., Neu-Seeland, Südamerika). — 26. *Kalchbrennera corallocephala* (Welw. et Curr.) Ed. Fisch. (Afrika). — 27. *Mycelium* X. Molisch (Europa).

Folgende Pilze sollen leuchten, doch fehlen bisher genauere Untersuchungen:

Fomes annosus Fries (Europa, Nordamerika). — *Fomes ignarius* (L.) Fries (Europa, Asien, Nord- und Südamerika, Australien). — *Polyporus sulphureus* (Bull.) Fr. (Europa, Asien, Nordamerika, Cuba, Tasmanien). — *Panus stipticus* (Bull.) Fr. (Europa, Nordamerika). — *Collybia longipes* (Bull.) Fr. (Europa). — *Collybia tuberosa* (Bull.) Fr. (Europa).

Alle anderen als leuchtend bezeichneten Pilze sind auf Grund von gegenteiligen Angaben bzw. Untersuchungen (MOLISCH) nicht bestätigt, zum mindesten fraglich.

Die Leuchtpilze sind sowohl in unseren Gegenden wie in den Tropen weit verbreitet und dementsprechend in unseren Wäldern auch leuchtendes Holz häufig zu finden. Man kann sich dies verschaffen, wenn man auf die Wurzelstümpfe (Eiche, Buche, Nadelbäume) achtet, die schon längere Zeit im Waldboden stehen und in den ersten Stadien der Zersetzung sind. Bei diesen läßt sich die Rinde leicht vom Stamme lösen. Wenn Rinde und Holz weiße, bräunliche oder schwarze Stränge zeigen oder überhaupt verpilzt aussehen, braucht man nur Stücke loszutrennen und an einem feuchten Ort, zwischen nassem Moos, unter Glocken oder Schalen, die mit Filterpapier ausgekleidet sind, aufzubewahren. Schon am nächstfolgenden Tag (im dunklen Raum oder nachts) kann man an manchen Stücken Leuchten wahrnehmen, das dann einige Tage anhält. Man muß nur darauf achten, das Auge vorher an die Dunkelheit zu adaptieren, da das Leuchten doch nur ein schwacher Lichtschimmer ist. Die in Mitteleuropa in Betracht kommenden leuchtenden Pilze sind hauptsächlich der *Hallimasch* (Sklerotien), der von BREFELD bis zur Sklerotien-, von MOLISCH bis zur Fruchtkörperbildung in Reinkultur gezogen wurde, und das von MOLISCH entdeckte und kultivierte *Mycelium* x, das noch nicht bestimmt werden konnte.

¹⁾ HELLER, F. FLORIAN: Über das Leuchten im Pflanzen- und Tierreich. Arch. f. physiol. u. pathol. Chem. usw., N. F. Jg. 1853 u. 1854, S. 44ff. Wien.

²⁾ LUDWIG, FR.: Über die Phosphoreszenz der Pilze und des Holzes. Dissert. Göttingen. 1874.

³⁾ Die Überprüfung der Namen und Verbreitungsgebiete wurde von den Herren Prof. Dr. E. JANCHEN und Dr. H. LOHWAG durchgeführt. Die bisherigen Verzeichnisse sind veraltet und fehlerhaft.

Noch häufiger als leuchtendes Holz ist leuchtendes Laub, das von TULASNE 1848 entdeckt, aber erst von MOLISCH näher studiert und in seiner allgemeinen Verbreitung bekanntgemacht wurde. Auch die Blätter müssen in einem gewissen Zustande der Zersetzung sein. Nimmt man von dem Waldlaub des vorigen Jahres aus den unteren feuchten Schichten Blätter, die schon etwas maceriert und von gelblicher oder weißlicher Färbung sind und bewahrt sie feucht, so wird man immer leuchtende darunter finden. Der das Leuchten verursachende Pilz konnte nicht kultiviert werden und ist noch unbekannt.

Zur künstlichen Kultur eignen sich am besten Pflaumen-, Rindendekoktagar oder durchfeuchtetes Brot, auf welchem die Mycelien oder Rizomorphen, soweit sie über dem Substrat wachsen, an den jeweils jüngsten Enden durch mehrere Monate, das Mycelium α auch über 1 Jahr (genügend Nährmedium vorausgesetzt) in starkem weißlichen Lichte leuchten.

Die Lichtentwicklung erfolgt nur intracellulär, ein leuchtender Stoff wird nicht ausgeschieden. Die Pilzhypen entwickeln nur Licht, solange sie in voller Lebenstätigkeit sind, in feuchten Medien und bei Gegenwart von Sauerstoff.

Leuchtbakterien.

Von leuchtenden Bakterien wurde bisher wohl schon eine große Anzahl beschrieben und noch mehr benannt, allein bei der Kleinheit der Organismen, der Schwierigkeit ihrer Bestimmung, bei der vielfach mangelhaften Beschreibung der einzelnen Formen und bei ihrer morphologischen wie physiologischen Veränderlichkeit in der Kultur und unter dem Einfluß verschiedener Nährmedien ist eine systematische Einordnung der Leuchtbakterien nach Arten und Gattungen sehr schwierig und, wie alle Forscher hervorheben, noch ganz provisorisch. Deshalb wollte BEIJERINCK sogar alle Leuchtbakterien unter einem Genus, *Photobacterium*, zusammenfassen, was er später allerdings nicht aufrechterhielt. Die Schwierigkeiten einer Klärung sind unverkennbar, wenn man die vielen Synonyme bei den einzelnen Bakterien betrachtet und bedenkt, daß BEIJERINCK¹⁾ von einigen Leuchtbakterien unter verschiedenen Kulturbedingungen, besonders bei Temperaturen über und unter dem Optimum, Mutanten feststellte, die morphologisch von der Stammform abweichen und überdies schwach oder gar nicht leuchteten. Dagegen wird mit Recht betont, daß die bisher bekannten leuchtenden Formen an verschiedenen Stellen des Bakteriensystemes stehen und auch durch ihr physiologisches Verhalten sehr voneinander abweichen.

Dementsprechend seien hier alle Arten, die MOLISCH nach MIGULAS Systematik zusammenstellte, und die seither gefunden und genauer beschrieben wurden, wiedergegeben.

1. *Micrococcus Pflügeri* Ludwig = *Photobacterium Pflügeri* Beijerinck = *Bacterium Pflügeri* (Ludwig) Reinelt. — 2. *Bacterium phosphoreum* (Cohn) Molisch = *Micrococcus phosphoreus* Cohn. — 3. *Bacterium phosphorescens* Fischer, nach Migula identisch mit *Photobacterium phosphorescens* Beijerinck. — 4. *Bacterium Giardi* (Kruse) Migula = *Bacillus phosphorescens* Giardi Kruse. — 5. *Bacterium argenteo-phosphorescens* (Katz) Mig. = *Bacillus argenteo-phosphorescens* II Katz. — 6. *Bacterium smaragdino-phosphorescens* (Katz) Mig. = *Bacillus smaragdino-phosphorescens* Katz. — 7. *Bacillus phosphoreus* (Katz) Mig. = *Bacillus argenteo-phosphorescens liquefaciens* Katz. — 8. *Bacillus argenteo-phosphorescens* Katz = *Bacillus argenteo-phosphorescens* I Katz. — 9. *Bacillus phosphoricus* (Katz) Mig. = *Bacillus argenteo-phosphorescens* III Katz. — 10. *Bacillus cyaneo-phosphorescens* Katz. — 11. *Bacillus Fischeri* (Beijerinck) Mig. = *Photobacterium Fischeri* Beijerinck. Sehr nahe verwandt damit ist „Einheimischer Leuchtbacillus Fischer“ = *Photobacterium Fischeri forma baltica* Beijerinck, *Vibrio balticus* Lehm. et Neum. — 12. *Bacillus phosphorescens* Fischer = *Photobacterium indicum* Beijerinck = *Vibrio indicus* Lehm. et Neum. — 13. *Pseudomonas lucifera* Molisch = *Bacillus lucifer* Molisch. — 14. *Pseudomonas italica* (Foà et Chiapella) Reinelt = *Photobacterium italicum* Foà et Chiapella. — 15. *Pseudomonas javanica* (Eijkman) Mig. = *Photobacterium javanense* Eijkman. — 16. *Microspira photogena* Molisch = *Bacillus photogenus* Molisch. — 17. *Microspira luminescens* Molisch = *Bacillus luminescens* Molisch. — 18. *Microspira gliscens* Molisch = *Bacillus gliscens* Molisch. — 19. *Microspira Dunbari* Mig. = *Vibrio Dunbar* der Autoren = *Vibrio albensis* Lehm. et Neum. = Leuchtender Elbvibrio Kutscher, Dunbar. — 20. *Microspira coronata* (Fischer) Mig. = *Photobacterium coronatum* Fischer. — 21. *Microspira annularis* (Fischer) Mig. = *Photobacterium annulare* Fischer. — 22. *Microspira glutinosa* (Fischer) Mig. = *Photobacterium*

¹⁾ BEIJERINCK, M. W.: Mutation bei Mikroben. *Folia microbiol.* Bd. 1, S. 4–100.

glutinosum Fischer. — 23. *Microspira delgadensis* (Fischer) Mig. — *Photobacterium delgadense* Fischer. — 24. *Microspira tuberosa* (Fischer) Mig. — *Photobacterium tuberosum* Fischer. — 25. *Microspira degenerans* (Fischer) Mig. — *Photobacterium degenerans* Fischer. — 26. *Microspira luminosa* (Fischer) Mig. — *Photobacterium luminosum* Beijerinck. — 27. *Microspira caraibica* (Fischer) Mig. — *Photobacterium caraibicum* Fischer. — 28. *Microspira papillaris* (Fischer) Mig. — *Photobacterium papillare* Fischer. — 29. *Bacterium Hippiani* Issatschenko. — 30. *Bacterium Chironomi* Issatschenko. — 31. *Bacillus Sepiae* Zirpolo. — 32. *Bacillus Pierantonii* Zirpolo. — 33. *Micrococcus Pierantonii* Zirpolo. — 34. *Photobacterium hollandicum* Beijerinck. — 35. *Photobacterium splendidum* Beijerinck.

Ferner seien noch die nicht sicher als Arten zu betrachtenden, von LOHDE beschriebenen Formen *Fibrio Rumpel* und *Vibrio Elwers* und die von WELEMINSKY studierten leuchtenden *Cholera*vibrien angereicht. (Eine Art dieser *Cholera*vibrien leuchtet von vornherein, zwei andere erst nach entsprechender Kultur.) Es ist sehr wahrscheinlich, daß man in der Folgezeit manche der angeführten Spezies als identisch oder nahe verwandt erweisen und manche neue Arten noch auffinden wird.

Auch das Studium der Leuchtbakterien ist aufs engste mit der Erkenntnis des Leuchtens toter Organismen verknüpft. Seit ARISTOTELES, der Fleisch und tote Fische leuchten sah, wurden Beobachtungen ähnlicher Art gemacht und auch beschrieben. Es wurde festgestellt, daß die Lichtentwicklung mit beginnender Fäulnis aufhört und die das Licht hemmenden und fördernden Faktoren studiert. Aber erst HELLER¹⁾ und später PFLÜGER²⁾ erkannten in den massenhaft angesiedelten Bakterien die Ursache des Leuchtens, und MOLISCH baute durch genaue und großzügige Untersuchungen unsere bisherigen Kenntnisse von den Leuchtbakterien weitgehend aus. Danach ist das Leuchten des Fleisches nichts Seltens und Besonderes, sondern ein Großteil des im Haushalte verwendeten Fleisches aller Schlachttiere wie des Geflügels ist mit *Bacterium phosphoreum* (COHN) MOLISCH infiziert und leuchtet. Diese Leuchtbakterie ist halophil, braucht zum Leuchten Wasser und Sauerstoff und wird durch starkes Licht und Temperaturen über 30° getötet.

Man kann sich diese Leuchtbakterien relativ leicht verschaffen. Einige Fleischstücke werden in 3proz. Kochsalzlösung so eingelegt, daß sie nur teilweise untergetaucht sind und sonst in feuchter Luft liegen, und einige Tage in einen kühlen (ca. 10°), dunklen Raum gestellt. Nach 2—5 Tagen tritt an einzelnen Stücken Leuchten auf, das sich mehrere Tage hält. Das *Bacterium* läßt sich auf Fleisch-, NaCl-, Peptongelatine oder -Agar leicht reinkultivieren.

Auch das viel seltenere Leuchten gewisser Würste, das Leuchten von Sol-eiern (in Kochsalz eingelegte Eier) und gekochten Kartoffeln stammt von *Bacterium phosphoreum*, mit dem die betreffenden Lebensmittel vom Fleisch aus infiziert wurden, und auf diesem Wege kann man gekochte Eier und Kartoffeln, die auch als Nährboden für das *Bacterium* verwendet werden, leicht zum Leuchten bringen.

Die meisten Meeresfische (besonders in den Massenansammlungen der Fischkeller) und auch viele andere Meerestiere leuchten einige Tage nach ihrem Absterben. Das Leuchten stammt von verschiedenen Leuchtbakterienarten, die sich überall im Meerwasser finden, besonders vom stark leuchtenden *Pseudomonas lucifera* Molisch, nicht aber vom *Bacterium phosphoreum*. Tote Süßwasserfische leuchten spontan nicht, wohl aber immer und schön nach Infektion mit marinen Bakterien von Seefischen. Auch diese Bakterien können leicht reinkultiviert werden.

Über das Leuchten menschlicher Leichen und Leichenteile liegen nur ältere Angaben vor, die seither nicht bestätigt wurden. MOLISCH fand Leichenteile spontan niemals leuchtend, wohl aber nach Infektion mit *Bacterium phosphoreum*. Ich selbst habe während des Krieges bei Monfalcone, ca. 100 Meter von der adriatischen Küste, Leichen in dunkler Nacht an Gesicht und Händen intensiv leuchten

¹⁾ HELLER: Zitiert auf S. 1058.

²⁾ PFLÜGER: Zitiert auf S. 1062.

gesehen (allerdings nur aus unseren Gräben auf 10 Meter Distanz). Hier wäre eine Infektion vom Meer aus möglich. Nach Angaben eines Fachkollegen sollen aber auch im italienischen Hochgebirge (Monte Asolone) mehrere Tage liegende Leichen geleuchtet haben (dort in einer salzhaltigen Schlucht). In diesem Zusammenhang erscheint es nicht merkwürdig, wenn in früherer Zeit gelegentlich auch Wunden leuchtend gefunden wurden, da damals eine Infektion ja leichter möglich war. Auch das gelegentlich beobachtete Leuchten von Harn (Phosphurie) ist nach PFLÜGER wohl auf Bakterien zurückzuführen, wobei der Harn schon in der Blase vom Bacterium infiziert gewesen sein dürfte, ebenso vielleicht beim leuchtenden Schweiß, wiewohl in diesen Fällen Bakterien noch nie festgestellt wurden und eine Chemoluminescenz nicht unmöglich erscheint.

Was die Leuchtbakterieninfektion lebender Tiere betrifft, so ist sie an kranken Tieren, besonders Meeresorganismen, eindeutig festgestellt und auch experimentell erzielbar. So konnten gesunde, nichtleuchtende Talitrus (Amphipoden) durch Impfung mit dem leuchtenden Blut von kranken Tieren leuchtend gemacht werden, ebenso viele andere Meerestiere durch direkte Impfung mit Leuchtbakterien. Selbst Frösche konnten durch Injektion mit leuchtender Bouillon leuchtend gemacht werden. Nach einigen Tagen erlischt hier das Licht, wohl infolge Zerstörung der Bakterien durch Fagocytose. An Warmblütlern erscheinen Erfolge von vornherein nicht aussichtsreich, da ja die Körpertemperatur für die meisten Leuchtbakterien schon zu hoch ist. Freilich ist durch die Ergebnisse von WELEMSKY an Choleravibrionen die Möglichkeit auch hierfür gegeben. Auch an Mücken wurde wiederholt Leuchten beobachtet, aber erst von ISSAT-SCHENKO an Chironomus (Zuckmücke) als Infektion durch eine Leuchtbakterie erwiesen. Die leuchtenden Mücken waren durchweg krank und gingen bald zugrunde, leuchteten aber noch einige Tage nach dem Absterben. Das öfter beobachtete Leuchten des von Regenwürmern abgesonderten Schleimes wurde von MOLISCH untersucht, aber im Schleim keine Bakterien gefunden. Auch hier wäre an Chemoluminescenz zu denken.

Die Eigenschaften des pflanzlichen Lichtes.

Da die Eigenschaften des Lichtes von Bakterien und Pilzen dieselben sind, sollen sie auch einheitlich besprochen werden. Das Pflanzenlicht ist nach MOLISCH für das ausgeruhte Auge fast nur gelblichweiß, für das nicht adaptierte Auge grün bis bläulichgrün. Die stark divergierenden Angaben über die Lichtfarbe sind wohl größtenteils auf dieses subjektive Empfinden der einzelnen Beobachter zurückzuführen, doch liegen auch faktisch Unterschiede vor, wie schon die Bakteriennamen besagen. Sicher ist, daß der Nährboden einen Einfluß auf das Licht hat, daß in üppiger Kultur und auf salzhaltigen Medien das Licht intensiv blaugrün erscheint, daß speziell die schwächer leuchtenden Bakterien und Pilze mehr mattweiß, die stark leuchtenden Formen blaugrün erscheinen. Schließlich wurde auch darauf verwiesen, daß die verschiedenen Medien (Plasma, Membran usw.), die das Licht passiert, die Farbe des entwickelten Lichtes modifizieren könnten.

Mit Ausnahme der Peridineen zeigen alle leuchtenden Pflanzen gegenüber sehr vielen Tieren kontinuierliches, ruhig gleichmäßiges Licht. Während die ersteren nur auf Momente und vielfach nur auf Reize hin aufleuchten, wie viele lichtentwickelnde Tiere, leuchten Bakterien und Pilze während der ganzen aktiven Lebenstätigkeit (monate- und auch jahrelang), wobei man in der Zeitspanne sehr wohl zwischen dem Leuchten der Einzelindividuen und der Massenkultur unterscheiden muß, da in den Kolonien der einzelligen Bakterien wie in

den Mycelrasen der Pilze jeweils nur die lebensaktiven Individuen bzw. Zellen leuchten.

Die Intensität des Lichtes ist absolut gemessen eine minimale. LOHDE bestimmte mit dem BUNSENSchen Fettfleckphotometer für Vibrionen pro 1 qm leuchtende Fläche 0.000562 Normalkerzen, so daß zur Erzielung von 1 Normalkerze 2000 qm Bakterienfläche notwendig wären. FRIEDBERGER und DÖPNER erhielten auf photographischem Wege für *Bacterium phosphoreum* pro 1 qm 0,0068 Normalkerzen, also ca. 10mal so hohe Werte.

Das Organismenlicht ist sozusagen kalt, besser gesagt, es entwickelt nur sehr geringe Mengen von Wärmestrahlen. In Anbetracht der Tatsache, daß das Leuchten ein Oxydationsprozeß ist, war man bestrebt, eine Wärmeentwicklung nachzuweisen. Daß alle Versuche, mit dem Thermometer Temperaturzunahmen nachzuweisen, fehlschlügen, ist selbstverständlich. Sie wird wohl auch mit feineren Methoden (Bolometer) nicht möglich sein. Wenn aber dementsprechend von einem kalten Licht gesprochen wird, ist das allerdings wieder nur relativ zu nehmen. Denn beim Oxydationsvorgang wird ja wohl Wärme frei; aber wenn diese auch meßbar groß wäre, entzieht sie sich durch die Verteilung auf die Zellsubstanz und auf das umgebende Medium unbedingt der Erfassung. Dabei ist noch des viel ökonomischeren Energieaufwandes der Organismen überhaupt [PFEFFER¹⁾], und der fesselnden Hypothese PFLÜGERS²⁾ zu gedenken, daß hier Temperatursteigerung gar nicht auftreten könne. Wenn in einer relativ großen zusammenhängenden Masse (Zelle) von sehr hoher spezifischer Wärme einzelne zerstreute Atome verbrennen, müssen auch ihre eventuell sehr hohen Temperaturen in der riesigen Gesamtmasse durch Leitung und Strahlung verschwinden.

Nach MOLISCHS Untersuchungen mit dem ZEISSschen Vergleichsspektroskop ist das Licht aller geprüften Bakterien und Pilze kontinuierlich, ohne dunkle Linien, und reicht bei den Bakterien von 570 bis 450 λ , beim Mycel α von 570 bis 480 λ . Das Licht ist wegen der geringen Intensität ohne Farbe, nur beim starkleuchtenden *Pseudomonas lucifera* konnte Grün, Blau und etwas Violett unterschieden werden. Es dominieren die grünen Strahlen. Ultraviolette Strahlen scheinen im Pflanzenlicht nicht vorhanden zu sein, ebensowenig Strahlen, die den Röntgen- oder Bequerelstrahlen ähnlich wären. Frühere Angaben dieser Art beruhen auf irrtümlicher Auslegung der Schwärzung von photographischen Platten, die durch Holz, Papier, Metall erzeugt wird (MOLISCH).

Dagegen wirkt das pflanzliche Licht auf die photographische Platte wie gewöhnliches Tageslicht. So gelingt es, bei genügend langer Exposition leuchtende Bakterien in ihrem eigenen Licht (5–10 Minuten), wie auch andere Gegenstände im Bakterienlicht aufzunehmen (s. Abb. 337).

Dieser immerhin beträchtlichen Wirkungsstärke entsprechend gelingt es, auch mit Bakterienlicht heliotropische Krümmungen von besonders reaktionsfähigen Pflanzen zu erzielen. Dunkel gehaltene Keimlinge von Wicke, Erbse usw., ebenso die empfindlichen Fruchträger des Pilzes *Phycomyces*, einige Zentimeter von einer leuchtenden Kultur gehalten, zeigen im Verlaufe von 24 Stunden positive Krümmungen.

Auch die Chlorophyllbildung scheint durch Bakterienlicht angeregt zu werden, wenn sie auch infolge der geringen Lichtintensität nicht sichtbar wird, sondern nur spektraliter nachweisbar ist.

¹⁾ PFEFFER, W.: Pflanzenphysiologie Bd. 2, S. 851. Leipzig 1904.

²⁾ PFLÜGER, E.: Über die Phosphoreszenz verwesender Organismen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 11, S. 222ff. 1875.

Wenn bei den Tieren die wunderbar zweckentsprechende Ausstattung ihres Leuchtapparates und die Regulierbarkeit der Lichterzeugung es als zweifellos erscheinen lassen, daß diese Tiere aus ihrer Fähigkeit, Licht zu entwickeln, Nutzen ziehen, so ist diese Frage bei den leuchtenden Pflanzen ebenso sicher zu verneinen; alle aufgestellten Meinungen hierüber sind bis heute nur teleologische Spekulationen. Kausal viel sicherer ist wohl die Annahme, daß die Lichtentwicklung hier und dort als sekundäres Phänomen im dissimilatorischen Stoffwechsel entsteht.

Das relativ intensive Licht und das Fehlen einer Wärmeentwicklung ließen den Gedanken aufkommen, das Licht in Form einer Lampe auch für praktische Zwecke zu verwenden. Solche Lampen, auf dem Prinzip einer möglichst stark leuchtenden, großen Oberfläche beruhend, sind von DUBOIS und MOLISCH konstruiert worden. Sie wirken auf die

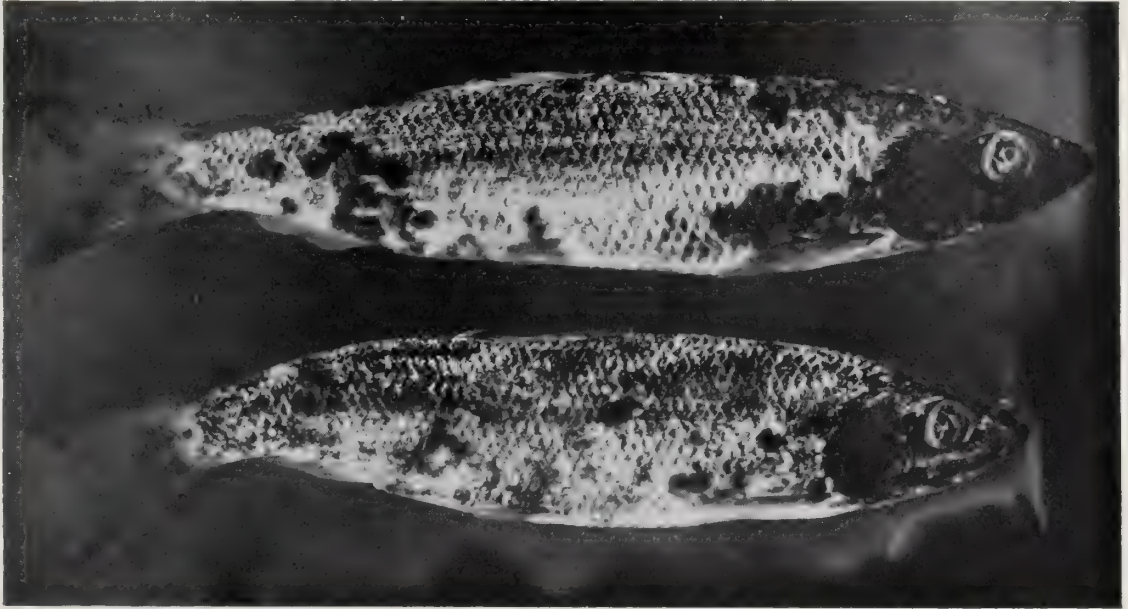


Abb. 337. Aufnahme von auf toten Heringen wachsenden leuchtenden Bakterien im eigenen Licht. (Originalaufnahme von Prof. ROSEN, Breslau, aus PRATJE.)

photographische Platte recht stark (eigene Aufnahmen in einer Viertelstunde), gestatten auch die Dinge in der nächsten Umgebung deutlich zu erkennen und leuchten durch mindestens 1 Woche; sie sind aber doch, wenigstens bisher, für eine praktische Anwendung viel zu schwach und wohl auch zu kompliziert. Schließlich sei noch erwähnt, daß sich die Leuchtbakterien bei ihrer hohen Sauerstoffempfindlichkeit als empfindlichstes biologisches Reagens zum Nachweis geringster Sauerstoffmengen speziell bei der Kohlensäureassimilation erwiesen haben¹⁾.

BELJERINCK²⁾ verwendet in scharfsinniger Weise verschiedene Leuchtbakterien als Indikatoren auf Enzyme. Da die einzelnen Arten eine verschiedene Fermentausrüstung haben, konnte er durch Zugabe bestimmter chemischer Stoffe zum Nährboden am Auftreten oder Verschwinden des Lichtes das Vorhandensein oder Fehlen von Fermenten in den Leuchtbakterien oder anderen eingepflichten Organismen eindeutig feststellen, je nachdem der betreffende Stoff abgebaut und als Nahrungsstoff verwertet werden konnte oder nicht. Umgekehrt konnte er mit Bakterien von geprüftem Fermentgehalt das Vorhandensein oder Fehlen bestimmter Stoffe, speziell von Kohlenhydraten, nachweisen. Danach enthält *Photobacterium phosphorescens* und Pflügeri keine Diastase, *Ph. indicum* ein Trypsin.

¹⁾ MOLISCH, H.: Zeitschr. f. Botanik Bd. 17, S. 577. 1925.

²⁾ BELJERINCK, M. W.: Over Lichtvoedsel etc. van Lichtbakterien. Verslag. d. afdeeling natuurkunde, Königl. Akad. d. Wiss., Amsterdam, Bd. 2, Teil 7, S. 239ff. 1890.

Pathogenität.

Per os aufgenommen wirken die Leuchtbakterien nicht pathogen (leuchtende Lebensmittel sind ohne Schaden genießbar). Wohl aber scheint dies nach vielen Versuchen von ZIRPOLO an Seetieren und den schon genannten Befunden ISSATSCHENKOS an Mücken nach Einführung in die Blutbahn der Fall zu sein; auf Warmblütler wirken die Bakterien von leuchtenden Fischen und Fleisch effektiv nicht pathogen, da sie ja schon bei einer Temperatur von über 30° absterben. In BALLNERS Versuchen wirken aber Leuchtvibrionen auf Kaninchen pathogen. Diese eventuelle Pathogenität gewinnt im Zusammenhang mit der Frage nach der gegenseitigen Anpassung von Tieren und Leuchtbakterien auf Grund der in letzter Zeit stark ausgebauten Theorie der Symbiose von leuchtenden Tieren mit Leuchtbakterien ein besonderes Interesse¹⁾.

Ernährung.

Im Gegensatz zu den anorganischen Salzen, die als *Nährstoffe* geringe Bedeutung für die Lichtentwicklung haben, übt die organische Nahrung einen bedeutenden Einfluß aus. Zur Klärung dieser Frage kommen zusammengesetzte Nährböden unbekannter Art wie Extrakte aus Fleisch, Fischen usw., die als Kulturmedien für gut leuchtende Kulturen sehr günstig sind, nicht in Betracht. Deshalb verwendeten besonders BEIJERINCK²⁾ (Auxanogramm- und Aggregationsversuche), MOLISCH, DUBOIS usw. hierfür Nährmedien bekannter Zusammensetzung, zu denen der zu untersuchende Stoff nach Entwicklung der Bakterien zugefügt wurde. Als Wichtigstes ergab sich folgendes. Manche Leuchtbakterienarten können mit Pepton als einzigem organischen Nährstoff gut wachsen und leuchten (Peptonbakterien, z. B. *Photobacterium luminosum*, *splendidum* und *indicum*), viele andere aber brauchen noch zum Pepton als Stickstoffquelle Kohlehydrate als C-Quelle (Peptonkohlenstoffbakterien, z. B. *Photobacterium phosphoreum*, *Pflügeri*, *Fischeri* und *balticum*). Doch gibt es wohl auch Übergänge; so nach GERRETSEN im *Photobacterium javanense*. Gewisse Stoffe fördern wohl das Wachstum, aber nicht das Leuchten, während alle „Lichtstoffe“ (Kohlehydrate, Glycerin, Amine, eventuell organische Säuren und deren Salze) auch plastische Stoffe sind, woraus folgt, daß die Lichtentwicklung nicht an das Wachstum gebunden ist. Pepton kann nach BEIJERINCK durch andere stickstoffhaltige organische Körper (Aminosäuren, Amide, organisch-saure Ammoniumsalze) nicht ersetzt, wohl aber ergänzt werden, was auch in letzter Zeit wieder von GERRETSEN bestätigt wurde. CHODAT und COULON stellten allerdings fest, daß ihr *Pseudomonas luminescens* ohne Pepton mit anderen anorganischen (Kaliumnitrat, Ammoniumnitrat, -tartrat) und organischen Stickstoffquellen (Glykokoll, Alanin, Asparagin und Harnstoff) gedeiht und leuchtet, während FUHRMANN Peptone und Polypeptide ungeeignet, die Fleischbasen aber als gute Nahrungs- und Lichtstoffe fand. Kohlehydrate werden bei Sauerstoffgegnwart zu gleichen Teilen CO₂ und H vergoren, schädigen aber in Mengen über 0,1% speziell die Peptonbakterien infolge nachträglicher Säureproduktion. Nach Neutralisieren dieser wachsen und leuchten die Bakterien wieder. Am geeignetsten erwiesen sich Glucose, Lävulose, Glycerin, Maltose und Asparagin. Eine besondere Stellung nimmt anscheinend das Glyzerin ein, das schon von BEIJERINCK, MOLISCH, ISSATSCHENKO und GERRETSEN als optimaler Leuchtstoff erkannt wurde. Nach RICHTER³⁾ leuchten mit Glyzerin auch Tiefenkulturen

¹⁾ BUCHNER, P.: Tier und Pflanze in intracellulärer Symbiose, Berlin 1921. S. 340ff.; ferner P. BUCHNER: Tierisches Leuchten und Symbiose. Berlin: Julius Springer 1926.

²⁾ BEIJERINCK: Zitiert auf S. 1063. ³⁾ RICHTER: Zitiert auf S. 1066.

und wäre eine Sauerstoffabspaltung durch die Bakterien aus Glyzerin möglich. Eine klare Deutung ist nach seinen Versuchen nicht möglich. Andere Forscher (CHODAT) fanden auch Pentosen oder gewisse Alkohole (Mannit und Dulcitol) brauchbar, Bierwürze erwies sich als ungeeignet. Auch bezüglich der Ernährung muß man die verschiedenen Bedürfnisse der verschiedenen angepaßten Bakterienarten berücksichtigen, um die divergenten Ergebnisse richtig zu beurteilen. Jedenfalls ist ein bestimmtes Verhältnis zwischen N- und C-Quelle zum guten Wachsen und Leuchten notwendig.

Andere chemische und physikalische Faktoren. Sauerstoff.

Schon früher wurde auf die Notwendigkeit des Sauerstoffs für die Lichtentwicklung hingewiesen. Diese Bedeutung wurde schon erkannt, als man das Wesen des Leuchtvorganges als eines biologischen Phänomens noch nicht erfaßt hatte und seither immer wieder betont. Die in der Tiefe des Substrates liegenden Kolonien von Leuchtbakterien wachsen wohl, aber leuchten nicht, nur die oberflächlichen, die mit dem Sauerstoff der Luft in Berührung kommen, leuchten. Die notwendige Sauerstoffspannung ist aber relativ gering, die Leuchtbakterien sind mikroaerophil (0,004 ccm pro 1 ccm Flüssigkeit). Darauf fußend haben BEIJERINCK und MOLISCH sehr feine Versuche bekannt gemacht, die zeigen, daß die Leuchtbakterien geradezu das empfindlichste Reagens auf Sauerstoff darstellen, mittels dessen man noch die Spuren von O bei der Kohlensäureassimilation von einzelnen Algenzellen, von Gereibsel grüner Blätter und selbst von getrockneten Blättern nachweisen konnte. Reduzierende Körper unterdrücken dementsprechend das Leuchten. Es ist zweifellos, daß das Leuchten auf einem durch freien, vielleicht auch locker gebundenen Sauerstoff hervorgerufenen Oxydationsvorgang beruht, wovon später noch zu sprechen sein wird¹⁾.

Wasser.

Auch die Gegenwart einer bestimmten Menge von Wasser ist eine primäre Voraussetzung für die Lichtentwicklung. Getrocknete Leuchtbakterien konnten nach 2 Monaten durch Anfeuchten in wenigen Minuten zum Leuchten gebracht werden, nach längerer Zeit nicht mehr: Pilze vertrugen mehrere Wochen Trockenheit. Nach Analogie zum tierischen Organismus dürfte der Leuchtstoff selbst nur bei Wassergegenwart leuchten, andererseits kann der Leuchtstoff ja nur so lange entstehen, als der Organismus lebt, und zum Leben und der Abwicklung aller Stoffwechselvorgänge braucht eben jeder Organismus Wasser. Bei den pflanzlichen Organismen, die leuchten, scheint das Phänomen nur deshalb komplizierter, weil die Lichtentwicklung an die Zelle gebunden ist.

Salze, Säuren und Alkalien.

Schon frühzeitig hatte man die Bedeutung des Natriumchlorids (am besten 3proz. Lösung) speziell auf Grund ihres häufigen Vorkommens im Meere und an Meerestieren für Entwicklung und Leuchten der Leuchtbakterien erkannt. Exakte Versuche zeigten aber, daß das Kochsalz nicht als spezifischer Nährstoff, sondern mehr als osmotischer Faktor wirkt, da es durch isotonische Mengen

¹⁾ Interessante Versuche hierzu bringt auch LOHDE, A., Experimente mit Leuchtbakterien, Berichte des naturwiss. medizin. Vereines Innsbruck, Bd. 31, S. 23 (1907—08; ref. Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, Bd. 22, S. 421 (1909); — ebenso SÖHNGREN, N. S., Einfluß von Kolloiden auf mikrobiologische Prozesse, Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, Bd. 38, S. 636 (1913).

anderer Salze ersetzt werden kann. Auf normaler Bakteriennährlösung mit geringen Mengen von Nährsalzen, die freilich dem Bedürfnis als Nährstoff voll entsprechen würden, entwickeln sich die Leuchtbakterien schlecht, und dementsprechend ist die Lichtentwicklung sehr schwach. Die fördernde Wirkung kommt nicht nur dem Natriumchlorid, sondern auch vielen anderen Salzen zu. Nach MOLISCH ist für Meeresbakterien wohl Natriumchlorid infolge der Anpassung an die Meeresverhältnisse am günstigsten, aber doch ersetzbar. Jüngst konnte RICHTER¹⁾ für „eine Meeresleuchtbakterie“ zeigen, daß sie Natrium als unentbehrlichen Nährstoff braucht. Freilich handelt es sich dabei um geringe Mengen, die auch ohne spezielle Zugabe wohl in jedem Nährboden von vornherein vorhanden sind, wenn sie nicht durch besondere Vorsichtsmaßregeln (reinste Salze, Verhindern des Herauslösen aus dem Glas usw.) ausgeschaltet werden. Die leuchtenden Fleischbakterien zeigten in fallender Reihenfolge das Leuchten am stärksten in Kulturen mit isotonischen Lösungen von Kaliumnitrat, Kaliumchlorid, Natriumchlorid, Kaliumjodid, Magnesiumchlorid und Kaliumsulfat. Nach GERRETSEN konnte für *Photobacterium javanense*, eine spezifische Meeresbakterie, das Cl durch Br, NO₃, SO₄ und S₂O₃, nicht aber durch Jod oder Acetat, das Na-Ion nur durch Mg, beide Ionen überhaupt nicht vollwertig ersetzt werden. MOLISCH und GERRETSEN fanden für ihre Bakterien MgCl₂ günstig, MgSO₄ weniger, HARVEY das MgCl₂ giftig, dagegen McKENNEY Mg-Salze ebenso gut wie Natriumsalze. ZIRPOLO zeigte an *Bacterium Pierantoni* Zirp., aus dem Leuchtorgan des Tintenfisches, daß Magnesiumtartrat, -sulfat, -chlorid, -citrat, -salicylat in Konzentrationen von 1–23% Intensität und Dauer des Leuchtens erhöhen. Nach HARVEY sind zweiwertige Kationen (Ca, Mg) zur „Entgiftung“ der reinen K- oder Na-Lösungen nicht nötig, wirken aber allein geboten giftig. Die differenten Angaben der einzelnen Forscher erklären sich zwanglos aus dem Umstand, daß ganz verschiedene Bakterienarten aus verschiedenen Anpassungskreisen unter verschiedenen Bedingungen zu den angeführten Versuchen benützt wurden. Alle diese Tatsachen sowohl wie das gute Gedeihen und Leuchten auf Kartoffeln und Reis, die wohl relativ viel Salze, aber nicht NaCl vorherrschend enthalten, zeigen, daß weder das Na- noch das Cl-Ion primär die Rolle eines Nährfaktors spielen, vielmehr beweist die Ersetzbarkeit des NaCl durch isotonische Lösungen anderer Salze, daß die Salze bei den Leuchtbakterien, wie schon die optimalen Mengen ergeben, in erster Linie als *osmotischer Faktor* wirksam sind. Das Salzbedürfnis überhaupt ist ja durch das Vorkommen dieser Organismen auf salzreichem Substrat vollkommen erklärt. Es gibt doch auch Leuchtbakterien (die Leuchtvibrionen, *Microspira tuberosa*), die auf gewöhnlichem Nährboden ohne gesteigerte Salzzugabe besser gedeihen und leuchten, und in Parallele dazu konnten aus Süßwasser Leuchtbakterien (*Bacterium Hippani* und *Chironomi*) herausgezüchtet werden, die mit wenig oder gar keinem Kochsalz gut gediehen und leuchteten. Eine spezielle Stellung nimmt das Nitrat auf Grund seiner chemischen Konfiguration, der relativ leichten Sauerstoffabspaltung ein.

Schon GERRETSEN²⁾ fand Natriumnitrat als optimal leuchtfördernd. Dann stellte RICHTER³⁾ fest, daß in festen Nährböden, in denen sonst die Leuchtbakterien nur an der Oberfläche leuchten (genügend O-Zutritt. Siehe S. 1065), die Bakterien bis zum Grunde leuchten, wenn Natriumnitrat in entsprechender

¹⁾ RICHTER, O.: Über die Notwendigkeit des Natriums für eine Meeresleuchtbakterie, Vortrag auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte, Innsbruck, September 1924.

²⁾ GERRETSEN, F. C.: Über die Ursachen des Leuchtens der Leuchtbakterien, Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh. Abt. 2, Bd. 52, S. 355, 1920.

³⁾ RICHTER, O.: Bakterienleuchten ohne Sauerstoff, *Planta*, Bd. 2, S. 569, 1926.

Menge dem Nährboden beigegeben ist. Nun konnte ISSATSCHENKO¹⁾ schon 1911 zeigen, daß Leuchtbakterien denitrifizieren können, also Sauerstoff aus Nitrat entbinden und ich²⁾ habe in speziellen Untersuchungen bei 7 Leuchtbakterienarten in aerober und anaerober Kultur bei Nitratgabe in Flüssigkeitskulturen immer (wochenlang) die ganze Lösung bis zum Boden maximal leuchtend gehabt (sonst leuchtet nur die Oberflächenschicht), wenn genügend Kalziumkarbonat zur Abstumpfung der salpetrigen Säure geboten war, und regelmäßig schon nach Tagen große Mengen Nitrit (kolorimetrisch nach GRIESS) nachweisen können. Die Leuchtbakterien können also nicht nur den elementaren Sauerstoff, sondern auch den gebundenen des Nitrats zum Leuchten verwerten und so fakultativ *anaerob* leuchten.

Von besonderer Wichtigkeit für Gedeihen und Leuchten der Bakterien erwies sich die schwach alkalische Reaktion des Mediums, während saure Reaktion — speziell auch die bei der Oxydation von Kohlenhydraten auftretenden freien organischen Säuren — stark schädigt. Eine den modernen Anforderungen entsprechende Überprüfung des Einflusses der Reaktion (H-Ionenbestimmung), die bis jetzt fehlte, ist in unserem Laboratorium in Durcharbeitung. Nur HARVEY zeigte, daß besonders anorganische Säuren und auch Alkalien schon in relativ schwachen Konzentrationen schädigen; $\frac{n}{4000}$ -HCl verhindert bereits das Leuchten, NaOH schädigt erst von $\frac{n}{1000}$ an.

Auch der Einfluß verschiedener *Narkotica* usw. auf das Leuchten wurde wiederholt untersucht. Äther, Chloroform, Tabakrauch und Anästhetica bringen in geringen Konzentrationen das Leuchten zum Verschwinden, nach ihrer Entfernung tritt es aber wieder auf; zu starke Dosen töten natürlich. Die Erklärung ist wohl nur die, daß gewisse Funktionen oder Vorgänge in der Zelle, je nach der gebotenen Konzentration, vorübergehend oder dauernd inaktiviert werden. Übrigens ist es auch gelungen, Bakterien so zu gewöhnen, daß sie in Ätherdämpfen leuchten. Chloralhydrat, Tannin usw. sistieren nach Stunden, Saponine sind nicht wirksam, Kaliumcyanid aber wohl. Alkohole zeigen anästhesierende Wirkung, die ebenfalls reversibel gemacht werden kann. CHODAT und COULON fanden, daß schwache Dosen von KCN, ebenso von Methyl- (14proz.) und Äthylalkohol (9proz.) das Leuchten verlängern. Sie fassen die Cyanidwirkung als katalytische auf, was nach den Versuchen WARBURGS³⁾ über die Oberflächenkatalyse von KCN auf Atmung und Assimilation an Bedeutung gewinnt. Die Alkoholwirkung erklären sie der Konzentration entsprechend als Herabsetzung der Oberflächenspannung und damit der Semipermeabilität, die das Eindringen von Sauerstoff erleichtert. Morphinchlorhydrat beeinflusst das Leuchten nicht, hemmt aber Entwicklung und Wachstum der Bakterien. Außer den genannten wurden noch viele andere chemische Agenzien in ihrem Einfluß auf die Lichtentwicklung geprüft. Aus allen Untersuchungen geht auch hier die bekannte Gesetzmäßigkeit hervor, daß die verschiedenen Narkotica und Anästhetica in schwachen Dosen Intensität und Dauer des Leuchtens erhöhen, in stärkeren reversible Sistierung bewirken und in noch größeren Dosen schädigen und töten. Man muß sich bei allen Reizen, die auf die Leuchtorganismen einwirken und eventuell auch die Lichtproduktion beeinflussen, immer vor Augen halten, daß eine Trennung der allgemeinen Wirkung auf den Organismus und der spezifischen

¹⁾ ISSATSCHENKO, B., Bull. do jardin imp. botan de Petersbourg, Bd. 11, S. 31, 1911.

²⁾ Nicht veröffentlicht. Siehe RICHTER l. c. S. 581.

³⁾ WARBURG, O.: Wirkung der Struktur usw. Jena 1923. Ergebn. d. Physiol. Bd. 14, S. 253. 1914. — WARBURG, O.: Über die Geschwindigkeit der photochem. Kohlensäurezers. usw. Biochem. Zeitschr. Bd. 100, S. 230. 1919 u. Bd. 103, S. 188. 1920, Bd. 113, S. 257. 1921, Bd. 119, S. 134. 1921.

Einwirkung auf den Leuchtvorgang und dementsprechend eine Interpretation fraglich ist. Die meisten aller genannten Reize wirken auf den Gesamtorganismus, ihre Beeinflussung des Leuchtvorganges ist demnach wohl nur eine sekundäre.

Temperatur.

Daß die Leuchtbakterien der Tropen höheren Temperaturen angepaßt sind als die unserer Heimat, ist klar. Für alle aber ist charakteristisch, daß sie bei niederen Temperaturen viel besser leuchten als bei hohen. Die Wachstums-optima und -maxima liegen weit höher als die für die Lichtentwicklung. Viele von ihnen können bei Temperaturen unter 0° noch ganz gut leuchten (leuchtendes Eis kann man relativ leicht erzielen), ja selbst bei der Temperatur flüssiger Luft (-172° bis -190°) eine Woche gehalten, hörten sie zwar zu leuchten auf, entwickelten aber nach langsamem Auftauen wieder Licht.

Lichtentwicklung.

Spezies	Minimum	Optimum	Maximum
<i>Pseudomonas javanica</i> (EJKMAN)	—20	28—38	+45
<i>Photobacterium indicum</i> Beyer		30—32	
<i>Photobacterium luminosum</i> Beyer		25—28	
<i>Bacterium phosphoreum</i> nach MOLISCH	— 5	16—18	28
<i>Bacterium phosphoreum</i> nach DUBOIS	— 4	12	35
<i>Bacterium splendidum</i>	— 1	23—25	
<i>Pleurotus japonicus</i>		10—15	
<i>Polyporus candescens</i> nach COUVART	— 5	20—30	40—50
<i>Mycelium x</i>	— 1	15—25	34

Von *Photobacterium splendidum* konnte BEIJERINCK durch mehrtägige Kultur über dem Optimum halbdunkle und dunkle „Mutanten“ ziehen, deren Leuchtkraft bei folgender Kultur unter dem Optimum wieder zunahm.

Licht.

Gegenüber starkem Licht (Sonnenbestrahlung) zeigen sich die Leuchtbakterien wie die meisten anderen Bakterien sehr empfindlich. Störend sind besonders die langwelligen Strahlen (rot), die kurzwelligen (grün und violett) sollen fördernd wirken. Ultraviolettes Licht (aus einer Heraeuslampe) zerstört die Zelle, beeinträchtigt aber nicht die Leuchtkraft, die auch nach Belichtung der nichtbestrahlter Teile gleich ist. Nach Extinktion der ultravioletten Strahlen durch Glas usw. tritt keine Schädigung ein. Da Belichtung der Nährböden vor der Impfung die spätere Entwicklung nicht stört, kann keine photochemische Veränderung des Nährmediums, sondern nur eine solche des Zellplasmas vorliegen. Und dies ist wieder nur ein Spezialfall der von HERTEL für alle heterotropen Organismen (Chlorophyllmangel) wahrscheinlich gemachten reduzierenden Wirkung der ultravioletten Strahlen¹⁾. Starke Radiumstrahlung hemmt oder zerstört Leben und Lichtentwicklung in gleichem Maße. Die Wirkung ist ebenfalls eine plasmatische. Schwächere Bestrahlung hemmt wie beim ultravioletten Licht die Entwicklung, aber nicht das Leuchten. Ja, ZIRPOLO will

¹⁾ HERTEL, H.: Über die Beeinflussung der Organismen durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 4, S. 1. 1904. — HERTEL, H.: Über die physiologische Wirkung von Strahlen verschiedener Wellenlänge, Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 5, S. 108. (1905). — Vergl. auch GERRETSEN, F. C.: Die Einwirkung des ultravioletten Lichtes auf die Leuchtbakterien, Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. 2, Bd. 44, S. 660. (1916).

bei schwacher Einwirkung eine dauernde Verstärkung der Lichtintensität beobachtet haben, die er auf die Ionisation des Mediums zurückführt. Eine Beschleunigung dissimilatorischer Prozesse, in deren Verlauf das Leuchten auftritt, auf diesem Wege wäre nicht ausgeschlossen. Radiumsalze, wie Thoriumnitrat und Uranacetat, wirken ähnlich; ihre Wirkung führt ZIRPOLO auf Emanation zurück.

Schließlich sei noch auf die Beeinflussung der Leuchtbakterien durch gleichzeitig vorhandene andere Mikroorganismen hingewiesen. Verschiedene Schimmelpilze erhöhen nämlich, wie zuerst MOLISCH zeigte, die Intensität des Leuchtens, wovon man sich bei jeder durch *Penicillium* verunreinigten Leuchtbakterienkultur überzeugen kann. Die Wirkung ist hier auf die Aufschließung neuer Nährstoffe durch Pilzfermente zurückzuführen. *Micrococcus candidus* soll die Entwicklung der Leuchtbakterien hemmen, die Leuchtfähigkeit aber parallel dazu verlängern. — Nach SÖHNGREN (siehe S. 1065), wirkt die Kolloidsorption von Filterpapierstückchen in Leuchtbouillon fördernd auf die Lichtentwicklung, was mit verschiedenen Beobachtungen an anderen Mikroorganismen übereinstimmt.

Das scheinbare Leuchten von Pflanzen.

Bei manchen Pflanzen meinte man früher Lichtentwicklung festgestellt zu haben, doch zeigte sich, daß keine selbständige Lichtproduktion, sondern nur Reflexerscheinungen oder elektrische Phänomene vorlagen. So beim Leuchten des Vorkiebes vom Leuchtmoos, *Schistostega osmundacea* Schimp. (Lichtreflex von den einseitig wandständigen Chloroplasten), beim *Prothallium* des Farnes, *Pteris seratula* L., den Blättern von *Mnium rostratum* und *undulatum* (ebenfalls Lichtreflexe). Ebenso zu erklären ist das scheinbare Leuchten der Alge *Chromulina Rosanoffii* Bütschli, deren Schwärmer auf der Wasseroberfläche schwimmend ihren gelbbraunen Chromatophor auf die dem Licht abgewandte Seite einstellen, wobei durch die kugelförmige Membran das Licht auf den Chromatophor konvergiert und von diesem wie von einem Spiegel reflektiert wird. Den Goldglanz kann man in den Bassins von Gewächshäusern häufig sehen. *Chromulina Woroniniana* Fisch. soll ebenfalls Goldglanz, die vorläufig *Chromulina smaragdinea* Gicklh. genannte Chrysomonade grünes Licht zeigen. Den Lichtreflex sieht man natürlich nur bei Beobachtung in der Lichtrichtung. Viele Meeresalgen zeigen Lichtreflexe durch eigentümliche, im Zellsaft liegende, verstellbare Platten (irisierende Platten).

Zum scheinbaren Leuchten gehört auch das sog. „Blitzen der Blüten“ an warmen, schwülen Abenden. Ob es sich dabei nur um luftelektrische Erscheinungen (Elmsfeuer) oder nur um eine rein physiologisch optische Erscheinung im Beschauer handelt oder ob beides möglich ist, ist noch nicht entschieden. Jedenfalls kann man Pflanzen durch künstliche Ladung mit Elektrizität zum Blitzen bringen, und ich selbst habe in den montenegrinischen Bergen, bei starken, anhaltenden Gewittern (zur Nachtzeit natürlich) die Bäume mit „Lichtnadeln“ besetzt gesehen. Jedenfalls liegt eine physiologische Lichtentwicklung bei all diesen Vorgängen nicht vor.

Mehrfach wurden auch Meeresalgen und Pilze im Holz (näheres siehe MOLISCH) irrtümlich als selbstleuchtend angegeben. Später zeigte sich, daß diese Algen durch mit ihnen vergesellschaftete, leuchtende Tierchen (*Noctiluca*, *Nereis* usw.), die Pilze durch andere, gleichzeitig vorhandene, leuchtende Pilzarten (*Mycel* von *Armillaria mellea*) das Leuchten vortäuschten.

Die chemische Natur des Leuchtvorganges.

Alle bisher erörterten Fragen der Bioluminescenz konzentrieren sich auf die Grundfrage nach dem Chemismus der Lichtproduktion, da diese unumstritten als Chemoluminescenz charakterisiert ist. Die endlich systematisch begonnene Untersuchung des tierischen Leuchtens [DUBOIS, HARVEY¹⁾], die bereits bedeutende Erfolge erzielte, hat leider bei der pflanzlichen Lichtproduktion bis jetzt fast

¹⁾ HARVEY, E. N.: Neue Versuche über die Bioluminescenz. Naturwissenschaften Bd. 12, S. 165. 1924.

ganz versagt. Auch heute kann man mit Sicherheit nicht viel mehr feststellen, als MOLISCH schon seinerzeit mit kritischer Vorsicht hierüber gesagt hat.

Der Leuchtvorgang beruht auf einer Oxydation, er geht nur bei Sauerstoffgegenwart vor sich; allerdings genügen minimale Mengen von Sauerstoff, nach HARVEY können Leuchtbakterien bei einer Konzentration von 1 Teil O auf 3 700 000 000 Teilen Seewasser eben noch leuchten – im vollständig O-freien Raum erlischt das Licht¹⁾.

Damit ist die Frage nach den Stoffen, bei deren Oxydation das Leuchten auftritt, in den Vordergrund gerückt. Die Biochemie dieser Leuchtstoffe hat zwischen ihrer Erzeugung und ihrem von Lumineszenz begleiteten Oxydationsvorgang zu unterscheiden. Die Erzeugung der leuchtfähigen Stoffe ist ein Stoffwechselvorgang und dementsprechend an die Tätigkeit der lebenden Zelle geknüpft. Der Leuchtvorgang ist ein rein chemisch-energetischer, beruht auf der Umwandlung von chemischer in Lichtenergie und ist vom Leben der Zelle unabhängig. Allerdings vollzieht er sich bei den leuchtenden *Pflanzen* intracellulär, ist also an das Zellgefüge gebunden. Nach Trocknen oder Einfrieren, ebenso nach Behandlung trockener Bakterien mit heißem Äther oder kaltem absolutem Alkohol tritt unter geeigneten Bedingungen Leuchten wieder auf. Neben dem Sauerstoff ist zum Leuchten auch unbedingt Wasser nötig. Beim Austrocknen hört ausnahmslos das Leuchten auf, um sogar nach Monaten beim Anfeuchten wieder aufzutreten.

Eine wesentliche Förderung brachten die Untersuchungen von RADZISZEWSKI²⁾ und später von TRAUTZ³⁾, die zeigten, daß eine größere Anzahl von organischen Substanzen, die auch im Organismus vorhanden sind, bei gewöhnlicher Temperatur zu leuchten vermögen, wenn sie sich in alkalischer Lösung mit Sauerstoff verbinden können (Aldehyde, Fettsäuren, höherwertige Alkohole, Phosphatide, Lophin usw.). Die Lichtfarbe dieser leuchtenden Körper entspricht ganz der der leuchtenden Organismen. [Als Alkalien kämen in der Zelle quaternäre Amine in Betracht⁴⁾]. Sie zeigten, daß hierbei eine langsame Verbrennung von jeweils minimalen Mengen der genannten Körper vorliege. War damit nur eine weitgehende Analogie, eine indirekte Stütze für die Biolumineszenz als Oxydationsvorgang gegeben, so war doch die chemisch-energetische Seite der Lumineszenz experimentell begründet und die Möglichkeit gegeben, mit präziserer Fragestellung nach den hypothetischen Leuchtstoffen zu suchen. Der Einwand, diese chemischen Reaktionen brauchten aktiven Sauerstoff, der in der Zelle nicht vorhanden sei, ist wohl nicht mehr zu diskutieren, seitdem wir Oxydationsvorgänge nicht mehr als Effekt von primärem Sauerstoffangriff, sondern in erster Linie als Dehydrierungsvorgänge auffassen, die im Wechselspiel mit Reduktionen anderer Körper auftreten und für den Organismus charakteristisch zu sein scheinen [WIELAND⁵⁾]. *Die Isolierung einer photogenen Substanz, die außerhalb der Zelle zum Leuchten zu bringen ist, ist aber bis heute noch nicht gelungen.*

Eine direkte Verkettung zwischen Lichtentwicklung und Atmung sensu stricto existiert nicht. Die Leuchtbakterien wachsen (und atmen somit auch)

¹⁾ MANGOLD, E.: Chemie der Lichtproduktion durch Organismen. Oppenheimers Handb. d. Biochem. d. Menschen u. d. Tiere. Bd. 2, S. 433. 1924.

²⁾ RADZISZEWSKI: Liebig's Ann. Chem. Pharm. Bd. 203, S. 305. 1880; Ber. Chem. Ges. Bd. 10, S. 493.

³⁾ TRAUTZ: Zeitschr. f. physikal. Chem. Bd. 53, S. 1. 1905.

⁴⁾ Untersuchungen hierüber sind im Gange.

⁵⁾ WIELAND, H.: Ergebn. d. Physiol. Bd. 20, S. 477. 1922; Ber. d. dtsh. chem. Ges., Bd. 55, S. 639, 1922 u. Oppenheimer's Handb. d. Biochemie, 2. Aufl., Bd. 2, S. 252. 1923.

bei schwacher Narkose oder langdauernder Kultur auf künstlichen Nährböden ohne zu leuchten, wochenlang aufbewahrtes Trockenmaterial von leuchtenden Bakterien und Pilzen leuchtet postmortal beim Anfeuchten wieder. CO_2 -Bildung konnte bei postmortaler Leuchtreaktion nicht nachgewiesen werden, was allerdings trotz der verwendeten modernen Meßmethoden nicht viel besagt, da die umgesetzten Mengen minimale und Fehlerquellen nicht auszuschließen waren. HARVEY fand 1 Teil Leuchtsubstanz noch in 1 600 000 000 Teilen Seewasser sichtbar leuchtend. So viel scheint mir aber doch aus eigenen Versuchen schon jetzt hervorzugehen, daß die leuchtfähigen Stoffe aus dem dissimilatorischen Stoffwechsel stammen, deren Oxydation nur unter speziellen Bedingungen mit einem Leuchteffekt vor sich geht. Dafür sprechen auch schon die DUBOISSchen Befunde, daß die eigentlichen leuchtfähigen Körper in allen untersuchten, auch in nichtleuchtenden Organismen vorhanden sind. Übrigens muß, wenn ein intermediäres Atmungsprodukt oxydiert wird, überhaupt nicht *mehr* CO_2 auftreten.

Während aus verschiedenen Gruppen von leuchtenden Tieren ein leuchtfähiger Körper (das „Luciferin“) und ein oxydierendes Ferment („Luciferase“, wahrscheinlich eine Oxydase, die auch durch Anorganica ersetzt werden kann), isoliert und in vitro studiert werden konnten, gelang das bei leuchtenden Pflanzen nicht. Ein leuchtfähiger Körper oder ein leuchtendes Stoffgemisch konnte nicht isoliert werden¹). Demnach sind alle Äußerungen über die Natur des Körpers (Beijerinck-Eiweiß, Harvey-peptonartiger Körper, Mc Dermott-Phosphatid, Pratje-Fett), abgesehen von den Meinungsverschiedenheiten, die darüber herrschen, für die leuchtenden Pflanzen noch hypothetischer als für die studierten Stoffgemenge aus leuchtenden Tieren und besagen alle Namen und Hypothesen vorläufig nichts. Nur soviel konnte gezeigt werden, daß Leuchtbakterienmasse, mit absolutem Alkohol gefällt und getrocknet, mit Leuchtkäferluciferase schwächeres Leuchten gibt. Ebenso wenig konnte ein oxydierendes Enzym festgestellt werden, so daß eine Fermentwirkung, wenn auch höchstwahrscheinlich, so doch nicht erwiesen werden konnte. Nach HARVEY wäre nur an ein Endoenzym zu denken²).

Insofern könnte HARVEY sicherlich recht haben, als er annimmt, daß die leuchtfähigen Körper in der Bakterienzelle jeweils nur in minimalen Mengen entstehen, labile Körper sind und durch ein an die Zellstruktur gebundenes „Endoenzym“ oxydiert werden. Nach Analogie von Modellversuchen mit tierischer Leuchtsubstanz hält er das ständige Leuchten der Bakterien und Pilze für eine ständige Oxydation und Reduktion derselben geringen „Luciferinmenge“, was physiologisch denkbar wäre und wohl die ökonomischste Lichterzeugung darstellen würde.

¹) DUBOIS, R.: Mécanisme intime de la production de la lumière chez les organismes vivants. Ann. de la soc. Linnéenne Lyon Bd. 60, S. 81. 1913.

²) HARVEY: Further studies on the chemistry of light production in luminous organisms. Carnegie Inst. Publ. Bd. 75. 1918.

Die Produktion von Lichtenergie bei Tieren.

Von

ERNST MANGOLD

Berlin.

Mit 6 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen¹.

MANGOLD, E.: Die Produktion von Licht in Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. Bd. 3 (2), S. 225–392. 1910. — HARVEY, E. N.: The nature of animal light. Monographs on experimental Biology. Philadelphia London. Lippincott 1920. — PRATJE, A.: Das Leuchten der Organismen. Ergebn. d. Physiol. Bd. 21, S. 165–273. 1923.

Ebenso wie bei den pflanzlichen Organismen beruht bei allen Tieren, die selbständig imstande sind, für das menschliche Auge sichtbare Strahlen auszusenden, dieses Leuchten auf einer oxydativen Chemiluminescenz, auf einer direkten Umwandlung chemischer in Lichtenergie (s. später S. 1079).

Nur von dieser *selbständigen Lichtproduktion*, der *Bioluminescenz*, ist hier die Rede. Dagegen gehören Erscheinungen wie das bekannte Augenleuchten, das auf Reflexion einfallenden Lichtes beruht, oder das Leuchten der Haare von Tieren und Menschen, das beim Streichen oder Kämmen durch elektrische Entladungen entsteht, ebensowenig hierher, wie die Fluorescenz (Lichtemission bei Bestrahlung, ohne Nachwirkung) tierischer Gewebe²) in ultraviolettem Licht. Eine Phosphorescenz im physikalischen Sinne (Lichtemission nach Erregung durch Belichtung, mit Nachleuchten) kommt bei Organismen wohl mangels phosphoreszierender Substanzen überhaupt nicht in Betracht; das echte tierische Leuchten wird daher nur fälschlich auch heute noch gelegentlich als Phosphorescenz bezeichnet.

Die Luminescenz tierischer Organismen ist vielmehr eine besondere Art der Lebensäußerung, zu der nur wenige Tierformen befähigt sind. Durch diese Seltenheit unterscheidet sich die Produktion von Licht auch von derjenigen bioelektrischer Ströme, insofern als die elektrischen Fische nicht als einzige Tiere imstande sind, Elektrizität zu erzeugen, die vielmehr beim Lebensvorgange jeder Zelle entsteht, während den leuchtenden Arten unter den Tieren allein ihre besondere Fähigkeit zukommt. Um so schwieriger ist es daher für die Physiologie, das *Wesen der leuchtfähigen Substanzen*, ihre *Bildung im Tierkörper* und ihre *vom Leuchten begleiteten chemischen Umwandlungen* zu erforschen, da Material für biologische Beobachtung und experimentelle Untersuchung nur selten zur

¹ Auf diese Zusammenfassungen wird im folgenden vielfach Bezug genommen; in ihnen sind auch die genaueren Literaturangaben über die hier oft nur mit dem Namen des Autors zitierten Arbeiten zu finden.

²) STÜBEL: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 142, S. 1. 1911.

Verfügung steht. Denn die *Verbreitung der tierischen Lumineszenz* beschränkt sich am Lande auf einige Arthropoden, vor allem die bekannten Leuchtkäfer, und auch im Meere, in Anbetracht seiner unermesslichen Formenfülle, auf nur wenige Vertreter der verschiedensten Klassen und Ordnungen, von denen manche das Meerleuchten herbeiführen, während sich andere in größeren Tiefen der Beobachtung entziehen. Im Gegensatze zu einer oft wiederkehrenden Meinung, daß im Dunkel der Tiefsee fast alle Tiere zu leuchten vermöchten, gehören vielmehr weitaus die meisten leuchtenden Meerestiere den oberflächlichen Regionen an.

Eine Aufzählung sämtlicher leuchtfähigen Tierarten ist hier aus Raum-mangel nicht beabsichtigt. Die drei eingangs erwähnten Zusammenfassungen enthalten in dieser Hinsicht alle wünschenswerten Angaben. Hier sei nur zur

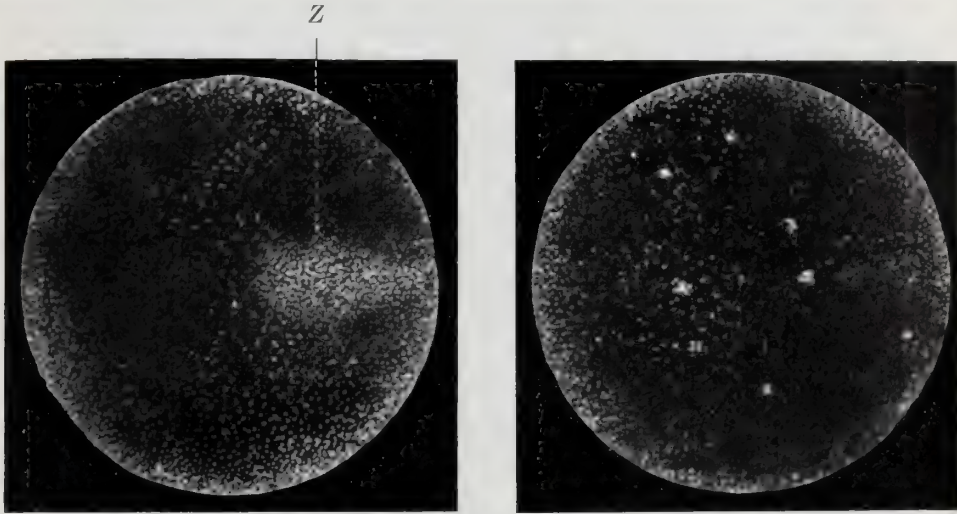


Abb. 338. *Noctiluca miliaris*, leuchtend bei 80facher Vergrößerung gezeichnet.
Z leuchtende Zentralmasse. (Nach PRATJE.)

Orientierung erwähnt, daß selbstleuchtende Arten bis jetzt nur innerhalb folgender Klassen und Ordnungen festgestellt sind: Protozoen: Radiolarien, Dinoflagellaten (Peridineen der Ostsee u. a. Meere), Cystoflagellaten (*Noctiluca* der Nordsee u. a. Meere, s. Abb. 338). Metazoen: Cölenteraten (Spongien, Hydrozoen, Anthozoen, Ctenophoren, s. Abb. 339), Würmer, Tunicaten, Echinodermen (Schlangensterne), Mollusken (Muscheln, Schnecken, Tintenfische), Arthropoden (Crustaceen, Insekten), Fische (Selachier, Knochenfische).

Es lag nahe, die *biologische Bedeutung der Lichtproduktion* für die Tiefseebewohner in einem Ersatz für das Tageslicht zu sehen und sowohl einen Nutzen für das leuchtende Tier selbst, zur Beleuchtung seiner Umgebung, zum Auffinden der Nahrungstiere und Artgenossen und Erkennen von Feinden, wie auch eine entsprechende Wirkung des Leuchtens auf andere sehende Tiere zur Anlockung, Blendung, Ablenkung anzunehmen. Infolge der Unzugänglichkeit jener Regionen fehlt hierfür noch jeder Beweis. Gerade am Meeresgrunde gibt es z. B. keine leuchtenden Fische und erfolgt die Orientierung der Tiere vorwiegend durch hochentwickelte taktile Apparate und chemische Witterung. Von der Gesamtheit der Tiefseefische¹⁾ besitzt nur der neunte Teil Organe, die als Leuchtorgane angesehen werden. Das Dunkel der Umgebung allein war jedenfalls nicht die einzige Bedingung, die die Leuchtfähigkeit hervorbrachte; das geht

¹⁾ BRAUER: Die Tiefseefische. II. Anatomischer Teil. Jena 1908.

schon aus dem Vorwiegen leuchtender Formen in den höheren, belichteten Meereszonen im Gegensatze zur Tiefsee hervor. Viele Leuchttiere besitzen selbst keinen Lichtsinn, und ihre Lichtintensität ist zu gering, um sie ihren auch nur schwach lichtempfindlichen Verfolgern zu verraten. Auch leuchten alle Tiere im Gegensatze zu den Pflanzen nur auf Reize verschiedenster Art, aber nicht kontinuierlich. Von manchen nächstverwandten Arten leuchtet bei übereinstimmendem Vorkommen und Lebensweise nur eine, die andere nicht [GIESBRECHT bei Copepoden, HARVEY bei Cypridina, MANGOLD bei Schlangensternen¹⁾]. Ein nachweislicher Schaden erwächst dem Schlangenstern *Amphiura filiformis* aus seinem Leuchten, da die Schollen der Nordsee diese Ophiuride nachts gelegentlich als einziges Futter und in noch größerer Menge als bei Tage fressen²⁾. Zur



Abb. 339. Ctenophoren (*Pleurobrachia pileus*) leuchtend. (Nach dem Leben gezeichnet von DAHLGREN u. WHITE.)

Zeit hindert uns die Unkenntnis der Lebensbedingungen der Leuchttiere, besonders des Meeres, eine biologische Bedeutung dieser seltenen Form von Energieproduktion zu erkennen. Nur wenige Hinweise lassen sich bis jetzt verwerten, so daß bei Cephalopoden der Tintenbeutel bei Tiefseeformen durch eine Leuchtdrüse abgelöst wird, die statt einer Tinte, die dort unsichtbar wäre, dem Verfolger eine leuchtende Sekretwolke entgegenspritzt³⁾ und daß bei den Leuchtkäfern das Licht des Männchen das Weibchen anlockt^{4, 5)} und bei seinen Bewegungen orientiert⁶⁾, und auch bei einer Art des Meerwurms *Odontosyllis* das Auffinden zur Paarung durch das eigene Licht erleichtert zu werden scheint.

¹⁾ Ebenso bei marinen Würmern *Odontosyllis*, vgl. PRATJE, S. 266.

²⁾ FRANZ, V.: Über Ernährungsweise einiger Nordseefische. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Kiel u. Leipzig. N. F. Bd. 9. S. 209. Abteilung Helgoland 1910.

³⁾ MEYER W. TH.: Über das Leuchtorgan der Sepiolini. II. Das Leuchtorgan von *Heteroteuthis*. Zool. Anz. Bd. 32, S. 505—508. 1908.

⁴⁾ EMERY: La luce negli amori delle Luciole. Bull. Soc. Ent. Ital., anno 18(1887), S. 406; übersetzt in Entom. Zeit. Stettin Bd. 48, S. 201.

⁵⁾ BONGARDT: Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Dissert. Heidelberg 1903, S. 1—49. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.

⁶⁾ MAST: Journ. of animal Behavior. Bd. 2, S. 256. 1912.

Angesichts so weniger biologisch einleuchtender Beziehungen sehen TROJAN¹⁾ und HELLER²⁾, in Analogie zur Ablagerung mancher Abbaustoffe als tierische Pigmente, in dem tierischen Leuchten nur einen Modus zur Beseitigung gewisser Abbauprodukte des Stoffwechsels.

Ich bin durchaus geneigt, die tierische Lichterzeugung als eine zufällige Begleit- und Folgeerscheinung spezifischer Stoffwechselvorgänge aufzufassen, die einige Tiere auszeichnen und die dann sekundär bei einzelnen Formen auch eine biologische Bedeutung gewonnen hat. Man pflegt ja auch bei den Aktionsströmen, die jede Muskelzuckung, Drüsensekretion, Nervenerrregung, überhaupt jede Zelltätigkeit begleiten, nicht eine biologische Bedeutung anzunehmen, obgleich es sich auch hier um eine besonders eigenartige Energieproduktion handelt, die auch in einigen Ausnahmefällen (elektrische Fische), in denen sie in gesteigerter Entwicklung auftritt, einen zweifellosen biologischen Nutzen für ihre Erzeuger hat. Daß das Leuchten gerade unser besonderes Interesse erregt und uns stets wieder die Frage nach einer biologischen Bedeutung aufdrängt, liegt doch zum Teil jedenfalls nur an seiner Sinnfälligkeit für das menschliche Auge. Über viele andere, nur chemisch nachweisbare, spezifische Eigentümlichkeiten im Stoffwechsel von Tieren gehen wir unberechtigterweise oft viel leichter hinweg, indem wir sie als Tatsache hinnehmen, ohne nach ihrer Verbreitung und Bedeutung zu fragen.

Es ist tatsächlich nicht zu leugnen, daß die bei einigen Leuchttieren vorhandene Ausbildung besonderer Organe, die wir als Leuchtorgane ansprechen, dazu drängt, der tierischen Lumineszenz eine besondere biologische Rolle zuzuerkennen. Hierzu ist aber zu bemerken, daß wir uns selbst da, wo solche Organe am häufigsten vorkommen, heute noch fast ausschließlich auf rein morphologische Kenntnisse stützen und daß es z. B. erst einmal gelungen ist³⁾, eine der über 100 Arten „leuchtender“ Tiefseefische hinsichtlich der Lichterzeugung ihrer Leuchtorgane physiologisch zu untersuchen (Abb. 340).

Gerade bei gewissen Fischen hat sich in letzter Zeit eine völlige Umwälzung unserer Anschauungen angebahnt: Der grundsätzliche Unterschied,

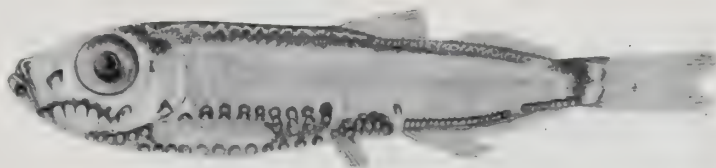


Abb. 340. Tiefseefisch mit Leuchtorganen (*Maurolicus pennantii*).
(Nach MANGOLD.)

der zwischen dem kontinuierlichen Leuchten leuchtfähiger Pilze und Bakterien und dem nur auf Reize hin erfolgenden Leuchten bei Tieren besteht, schien dadurch eine Ausnahme zu erfahren, daß die unter den Augen befindlichen Leuchtorgane der Oberflächenfische Photoblepharon und *Anomalops* Tag und Nacht ununterbrochen leuchten⁴⁾ und nur durch besondere Vorrichtungen periodisch

¹⁾ TROJAN: Die Lichtentwicklung bei Tieren. Internat. Zeitschr. f. physikal.-chem. Biol. Bd. 3, S. 101. 1917.

²⁾ HELLER: Biolumineszenz und Stoffwechsel. Internat. Zeitschr. f. physikal.-chem. Biol. Bd. 3, S. 106. 1917.

³⁾ MANGOLD, E.: Über das Leuchten der Tiefseefische. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 119, S. 583—601. 1907.

⁴⁾ STECHE, O.: Über die Leuchtorgane von *Anomalops katoptron* und *Photoblepharon palpebratus*, zwei Oberflächenfische aus dem Malayischen Archipel. Ein Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Leuchtorgane der Fische. Habil.-Schrift Leipzig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 93, S. 349—408. 1909.

gegen die Außenwelt abgeblendet werden. Neuerdings hat sich nun herausgestellt¹⁾, daß das bisher als Leuchtdrüse mit intracellulärer Luminescenz angesehene Leuchtorgan aus einer Masse von Leuchtbakterien besteht, die allerdings noch nicht auf Nährböden gezüchtet werden konnten. Es handelt sich also bei diesen Fischen um *sekundäres Leuchten*, eine Luminescenz durch Infektion mit Leuchtbakterien.

Daß Fische und andere Seetiere im toten Zustande, ebenso wie Fleisch, Wurst, Kartoffeln u. dgl. ihre Luminescenz nur den sich auf ihnen entwickelnden Leuchtbakterien verdanken, ist lange bekannt. Auch an lebenden Tieren, besonders Crustaceen, sind Übertragungen einer bakteriellen Leuchtkrankheit gelungen²⁾, und für manche Tiere, z. B. Regenwürmer, Asseln, Schmetterlingsraupen, wurde das gelegentlich bei ihnen beobachtete oberflächliche Leuchten auf Leuchtinfektion bezogen. Schon lange ist auch der Gedanke aufgetaucht, das Leuchten mancher Tiere auf eine Symbiose mit Leuchtbakterien zurückzuführen (R. DU BOIS 1888), wie es dann PIERANTONI³⁾ für die Leuchtorgane der Lampyriden, teils auch der Cephalopoden, und BUCHNER⁴⁾ für die Leuchtplatten der Pyrosomen, ebenso für Ctenophoren, Pennatuliden und Phyllirrhoe nachzuweisen versuchten. Daß sich des letzteren Vermutung, auch die Leuchtorgane der Fische seien nur Herbergen photogener Mikroorganismen, für einige Arten bestätigte, wurde bereits erwähnt. BUCHNER bezeichnet seine Ergebnisse, die er z. B. bei Pyrosomen nur an fixiertem Material gewann, selbst nur als Anfangsstadien zur Lösung der, noch zahlreicher Untersuchungen bedürftigen Frage, ob etwa alles tierische Leuchten nur auf Symbiose mit Leuchtbakterien zurückzuführen sei, und erkennt nicht die Schwierigkeit, die für eine Verallgemeinerung der Hypothese z. B. in der Tatsache liegt, daß das Leuchtsekret der Ostracoden wie anderer Tiere nicht kontinuierlich, sondern erst nach Entleerung ins Meerwasser aufleuchtet und auch keine geformten Bestandteile enthält. Noch viele andere Einwände stellen sich zur Zeit der allgemeinen Annahme der Leuchtsymbiose entgegen; so der schnelle Ersatz der Leuchtsekrete nach Erschöpfung der Drüsen, der hohe Gehalt an Leuchtstoff, z. B. bei der Ostracode Cypridina (10% der Trockensubstanz), der kaum allein aus Bakterien bestehen kann; das nicht-kontinuierliche Leuchten der vermeintlichen Bakterien, trotz ihrer Leuchtfähigkeit bei minimalen Sauerstoffmengen, die innerhalb des Tierkörpers und besonders bei oberflächlichen Leuchtorganen sicher zur Verfügung stehen; die Spezifität der Leuchtstoffe verschiedener Tiere (s. S. 1080), das Nichtleuchten mit Leuchttieren nächstverwandter und zusammenlebender Arten, und auch das verschiedene Spektrum des Lichtes verschiedener Tierarten.

Die Bildung der leuchtfähigen (photogenen) Substanzen im Tierkörper ist ein vitaler Vorgang. Der Leuchtstoff wird stets nur im Stoffwechsel der lebenden Zelle gebildet. Wie die Bakterien, so sind auch die Protozoen hierzu befähigt. Bei Metazoen erfolgt die Produktion der photogenen Substanzen immer nur in bestimmten Teilen des Körpers. Wie für viele Zelltätigkeiten und Stoffwechselvorgänge wird auch für die Bildung der Leuchtstoffe ein endocelluläres Enzym, Photogenase⁵⁾, angenommen. Die Stoffe entstehen durch eine Art Sekretion,

¹⁾ HARVEY, E. N.: Carnegie-Inst. Washington. Publ. Nr. 312, S. 43. 1921; Science N. S. Bd. 53, S. 314. 1921.

²⁾ GLARD, A.: Nouvelles recherches sur les bactéries lumineuses pathogènes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 42, S. 188—191. 1890. — BILLET, A.: Observations sur la maladie phosphorescente des talitres et autres crustacés. Ebenda, Bd. 41, S. 593—597. 1889.

³⁾ PIERANTONI: Rendic. r. acad. science fis. e. math. Napoli 1914.

⁴⁾ BUCHNER, P.: Zool. Anz. Bd. 45. 1914. — Tier und Pflanze in intracellulärer Symbiose, S. 300: Die Leuchtsymbiose. Berlin: Bornträger 1921.

⁵⁾ GERRETSEN: Biol. Zentralbl. Bd. 42, S. 1. 1922.

die eine innere oder äußere sein kann. Bestimmte Bestandteile des Plasmas als Muttersubstanzen der Leuchtstoffe können bis jetzt nicht angegeben werden; der Tierkörper enthält zahlreiche organische Substanzen, die bei langsamer



Abb. 341. Leuchtende Schlangensterne (Nach MANGOLD u. a. gezeichnet von WHITE und DAHLGREN).

Oxydation bei niederer Temperatur im Dunkeln zu leuchten vermögen (Lipoide, Gallensäuren, Traubenzucker), mit denen aber die tierischen Photogene anscheinend nicht identisch sind. Auf die Chemie der Lichtproduktion wird später eingegangen (s. S. 1079).

Das Leuchten selbst, die unter Lichtemission sich vollziehende chemische Umwandlung der leuchtfähigen Substanzen, ist, im Gegensatz zur Bildung der Photogene im Tierkörper, *kein vitaler Vorgang* mehr. Die *Lumineszenz* kann zunächst eine *intracelluläre* sein, indem der leuchtfähige Stoff sich in der Zelle unter Lichtemission chemisch verändert und verbraucht. Dies ist bei den Protozoen der Fall und auch bei vielen Metazoen (z. B. Schlangensterne, Cephalopoden, Leuchtkäfer, Fische). Bei diesen kann der Leuchtstoff in einzelnen Drüsenzellen (Schlangensterne, s. Abb. 341 u. 342) oder in größeren, meist als Leuchtkörper bezeichneten Drüsen gebildet werden.

Bei den Schlangensternen erfolgt das Leuchten intracellulär, obwohl die Drüsenzellen Ausführungsgänge haben (Abb. 342 *ag*). Bei den Fischen läßt sich morphologisch

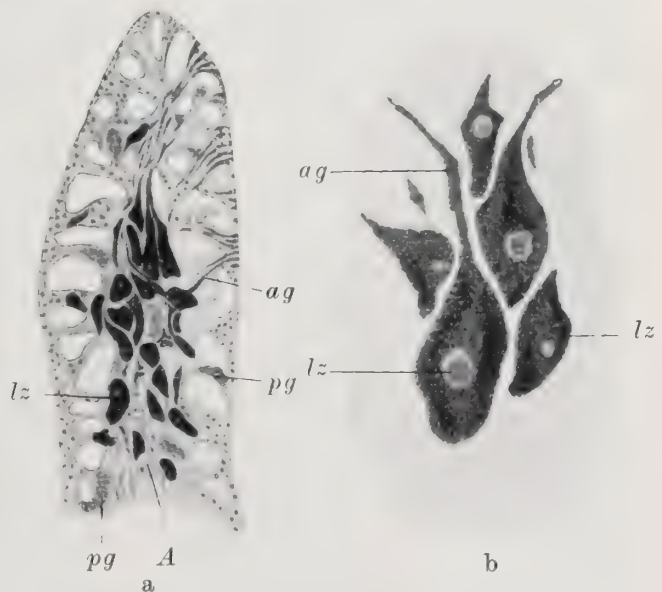


Abb. 342a und b. Längsschnitte durch Leuchtstacheln von Schlangensternen (*Ophiopsila annulosa*), schwache und starke Vergrößerung. Drüsenzellen *lz* mit Ausführungsgängen *ag*; *pg* Pigment; *A* bindegewebige Achse. (Nach REICHENSPERGER.)

eine Stufenreihe der Leuchtorgane von einzelnen Drüsenzellen über geschlossene Drüsen zu Drüsen mit Ausführungsgang verfolgen. Die *Morphologie der Leuchtorgane*¹⁾ kompliziert sich, besonders bei Fischen, Cephalopoden und Crustaceen, in der mannigfaltigsten Weise durch das Auftreten von Pigmentschichten, die das selbstproduzierte Licht vom übrigen Tierkörper abblenden, von linsenförmigen Gebilden, die das Licht nach außen sammeln, und durch die Verbindung mit Blutgefäßen und Nerven, die die Leuchtorgane innervieren.

Die *Lumineszenz* kann aber auch eine *extracelluläre sein*; die Tiere produzieren dann die photogenen Sekrete in ihren Leuchtdrüsen und entleeren sie in das umgebende Meerwasser (z. B. Bohrmuschel *Pholas dactylus*, Ostrakode Cypridina). Bei den meisten dieser Tiere leuchtet das Sekret erst nach der Entleerung, bei manchen findet aber sowohl intra- wie extracelluläres Leuchten statt.

Die intracelluläre Lumineszenz wie die Abgabe von Leuchtsekret zum extracellulären Leuchten sind *reizphysiologische Vorgänge*, die von verschiedenen Bedingungen abhängig sind. Beide erfolgen bei Tieren nur auf Reizung hin. Diese ist unter natürlichen Verhältnissen meist eine mechanische. Nur die Wellenbewegung, der Ruderschlag, das Gegeneinanderstoßen der Einzeltiere bringt z. B. die Peridineen oder Noktiluken zum Meerleuchten. Bei Metazoen verbreitet sich, außer bei schwacher Reizung, die nur lokales Leuchten hervorruft, die durch mechanische oder elektrische Reizung bewirkte Leuchterregung über das ganze Tier oder die ganze Kolonie (Pennatuliden) aus. Das Leuchten erfolgt dabei als indirekte oder reflektorische Wirkung des Reizes. So ruft bei dem Schlangensterne *Ophiopsila* eine genügend starke Reizung eines der 5 Arme nicht nur in diesem, sondern auch in allen anderen Leuchten hervor; nach Durchschneidung eines Armnerven breitet sich die Leuchterregung dagegen nur bis zur Durchschneidungsstelle aus²⁾. Das Nervensystem vermittelt die Fortleitung und Ausbreitung der Leuchterregung und die Anregung intracellulären Leuchtens, letzteres wohl durch Herbeiführung lokaler chemischer Veränderungen, bei manchen Tieren auch die Absonderung der Leuchtsekrete.

Auch osmotische und *chemische Reize*, hypertonische Salzlösungen, Süßwasser, Säuren, Alkalien, Gifte, können je nach den Versuchstieren sowohl intracelluläres Leuchten als auch die Ausstoßung leuchtfähiger Sekrete herbeiführen.

Ob auch die *Bildung der Photogene* in den Zellen durch direkte oder indirekte physiologische Reizung angeregt werden kann, läßt sich bisher nicht beantworten; spezifische Drüsenerven für Leuchtorgane sind physiologisch noch nicht nachgewiesen. Jedenfalls ist stets ein gewisser Vorrat leuchtfähiger Substanz in den Leuchtorganen oder -drüsen angehäuft, der sich auf starke oder fortgesetzte Reizung hin durch intracelluläres Leuchten bzw. Entleerung von Leuchtsekret erschöpfen und bei Ruhe wieder aus dem Zellstoffwechsel ergänzen kann.

Auch das *Licht* hat bei manchen Leuchttieren Einfluß. Bei einigen wirkt es hemmend (*Noctiluca*, *Beroë*), bei *Ctenophoren* in so hohem Maße, daß selbst mechanische Reizung erst im Dunkeln wieder wirksam wird³⁾, und bei *Pelagia noctiluca*, die nur nachts leuchtet, wird die allgemeine Leuchtreaktion und besonders die nervöse Fortpflanzung der Leuchterregung durch Bogenlampenbestrahlung gehemmt⁴⁾. Bei den Leuchtkäfern ist ihre Lichtemission ja auch

¹⁾ S. die eingangs angeführte Arbeit von E. MANGOLD. Kurze Übersicht bei BÜTSCHLI: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 3. Lief. Berlin: Springer 1921.

²⁾ MANGOLD, E.: Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei *Ophiopsila*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 118, S. 613—640. 1907.

³⁾ PETERS, A.: Phosphorescence in *Ctenophores*. Journ. of exp. Zool. Bd. 2, S. 103. 1905.

⁴⁾ HEYMANS u. MOORE: Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Paris. Bd. 89, S. 430. 1923; Journ. of gen. physiol. Bd. 6, S. 273. 1924.

vom Lichte und damit zugleich von der Tageszeit abhängig und die Periodizität ihres Leuchtens offenbar vom Wechsel der Tageszeit induziert; der Rhythmus ist ihnen dann so fest eingeprägt, daß z. B. bei Photinus nach den Beobachtungen von MAST¹⁾ der Eintritt des Leuchtens an 18 aufeinanderfolgenden Juliabenden trotz wechselnder Witterungsverhältnisse nur um 25 Minuten, an 9 Tagen nur um 5 Minuten variierte. Eine solche Periodizität kann bei Tieren so fest fixiert sein, daß leuchtfähige Copepoden nur in den Stunden der Dunkelheit weiterleuchteten, selbst wenn sie 12 Tage lang dauernd im Dunkeln gehalten wurden²⁾).

Die Temperatur beeinflusst die Lichtproduktion in verschiedener Weise. Zunächst die leuchtenden Organismen selbst in ihrer Lebensfähigkeit und ihren Lebensäußerungen. So wird bei Leuchtkäfern (Photinus) die Zahl der rhythmisch produzierten Lichtblitze für Temperaturen von 20–28°, entsprechend der RGT.-Regel mit $Q_{10} = 2$ beeinflusst, die Leuchtfrequenz ist eine Funktion der Temperatur³⁾. Auch für die Leuchtreaktion des von Pelagia noctiluca isolierten Leuchtsekrets mit NH_4OH oder MgSO_4 ergab sich $Q_{10} = 2^4)$. Die Temperaturgrenzen der Lichtproduktion der Leuchttiere überschreiten aber allgemein nach oben und unten diejenigen ihrer Lebensfähigkeit, wie aus der Zusammenstellung in der Tabelle 1 hervorgeht.

Tabelle 1. Temperaturgrenzen für die tierische Luminescenz.

Leuchttiere	Minimum °C	Optimum °C	Maximum °C	Beobachter
Noctiluca miliaris	—1	—	40	QUATREFAGES 1850
Noctiluca miliaris	0	—	48	HARVEY 1917
Ctenophoren.	9	21,5	37	PETERS 1905
Pteroides griseum	28	34–39	40,5	KRUKENBERG
Pyrosoma	unter 0	—	60	PANCERI 1872
Phyllirrhoe bucephalum	—	44	61	PANCERI 1872
Cavernularia haberi	0	—	52	HARVEY 1915
Watasenia scintillans	—	16–31	49	SHOJI 1919
Pyrophorus noctilucus	—100	20–25	47	DUBOIS 1886
Lampyris	—7	17–21	—	SPALLANZANI
Lampyris	—10	33	50	MACAIRE 1821
Lampyris	—	—	50–58	BONGARDT
Luciola viticollis	0	—	42	HARVEY 1915
Cypridina Hilgendorffii	0	—	52–54	HARVEY 1915

Die Lichtproduktion selbst ist eben kein vitaler Vorgang wie die Bildung der Photogene. Sie beruht vielmehr auf den von Lichtemission begleiteten chemischen Umwandlungen der Photogene, die sich auch unabhängig vom Leben des Tieres abspielen können.

Die Chemie der Lichtproduktion⁵⁾ ist daher auch viel eingehender und erfolgreicher als an lebenden Leuchttieren an dem viel geeigneteren Material der von solchen abgegebenen Leuchtsekrete und an Extrakten toter Leuchttiere untersucht worden. Da das tierische Leuchten eine Chemiluminescenz ist, so bietet die Kenntnis seines Chemismus zugleich die Grundlage der Theorie der Lichtproduktion.

Als wichtigste chemische Bedingungen für das tierische Leuchten kennt man seit SPALLANZANI Wasser und O_2 . Bei vielen Leuchttieren ist es seitdem gelungen,

1) MAST: Journ. of animal Behavior Bd. 2, S. 256. 1912.

2) MOORE: Proc. and Trans. Liverpool biol. soc. Bd. 23, S. 1. 1909.

3) SNYDER: Americ. journ. of physiol. Bd. 51. 1920.

4) HEYMANS u. MOORE: Journ. of gen. physiol. Bd. 6, S. 273. 1924.

5) MANGOLD, E.: Chemie der Lichtproduktion in Oppenheimers Handb. d. Biochem. 2. Aufl. 1925.

die getrockneten Leuchtorgane oder Leuchtsekrete durch Wiederbefeuchten erneut zur Lichtemission zu bringen, und ebenso, die Lumineszenz durch Entziehung von O_2 aufzuheben und durch erneute Zufuhr desselben wieder hervorzurufen. Auf den weiteren rechten Weg wurde die Forschung gewiesen durch die Erfahrung, daß, wie schon erwähnt, zahlreiche organische Substanzen, die zum Teil auch im Tierkörper vorkommen, bei niedriger Temperatur im Dunkeln zu leuchten vermögen, wenn sie sich bei alkalischer Reaktion mit aktivem O_2 verbinden^{1,2)}. So wurde die *Oxydationshypothese der Biolumineszenz* bestärkt und das Aufsuchen der tierischen Photogene angeregt. Den nächsten Erfolg bedeuten die Arbeiten von R. DUBOIS, der aus dem Leuchtkäfer *Pyrophorus*, und ebenso aus dem Leuchtschleim von *Pholas*, je zwei Substanzen zu extrahieren vermochte, die nicht einzeln, aber nach ihrer Vermischung, beim Schütteln mit Luft leuchteten. Er nannte diese beiden, ihren Eigenschaften nach eiweißartigen und gegen Wärme verschieden resistenten Stoffe *Luciferin* und *Luciferase*. Da sich letztere für den Leuchtversuch durch $KMnO_3$ oder O_2 -haltiges Wasser mit Blutzusatz ersetzbar erwies, so erkannte DUBOIS in ihr ein oxydierendes Ferment, das offenbar jene andere, oxydable Substanz, Luciferin, unter Lichtemission zu oxydieren vermag; der Leuchtvorgang beruht hiernach auf einer *Oxychemilumineszenz*. Das Luciferin sollte durch fermentative Einwirkung einer *Coluciferase* aus einem *Proluciferin* entstehen.

Diese Theorie fand ihre Bestätigung und weiteren systematischen Ausbau durch E. N. HARVEY, der für seine mit großer Ausdauer durchgeführten Versuche als Ausgangsmaterial eine kleine japanische Ostrakode, *Cypridina hilgendorffii*, benutzte, die er massenweise zu einem mit Äther gereinigten trockenen Pulver verarbeitete. Aus diesem stellte er durch Extraktion mit kaltem Wasser eine Luciferase und durch Kochen mit Wasser, wodurch letztere zerstört wird, ein Luciferin her. Um dieses zum Leuchten zu bringen, ist die Einwirkung von Luciferase, Wasser und O_2 Bedingung. Von O_2 genügen dabei so geringe Mengen, daß eine Atmosphäre von H nur durch Überleiten desselben über eine glühende Platinspirale hinreichend vom O_2 befreit werden konnte, um die Leuchtreaktion zu ersticken. Temperaturerhöhung steigerte die Geschwindigkeit der Luciferin-Luciferase-Leuchtreaktion auf das 3—4,5fache für je 10° bis zu einer maximalen Temperatur, die die Luciferase zunächst reversibel inaktiviert, bei weiterer Steigerung aber zerstört.

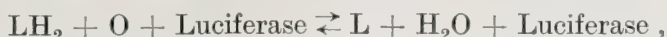
Nach HARVEY erwies sich das Luciferaseferment als ein Albumin, das Luciferin als eine Proteose. Diese *Photogene* zeigten sich bei verschiedenen Leuchtieren von *spezifischer Eigenart*, so daß *Cypridina*-Luciferin z. B. nicht von *Pholas*-Luciferase zum Leuchten gebracht wird, während aber ein von Bakterien gewonnenes Luciferin mit Leuchtkäfer-Luciferase reagiert.

Der *chemische Vorgang* bei dieser Leuchtreaktion zeigt manche Ähnlichkeit mit der reversiblen O_2 -Bindung durch das Hämoglobin und verläuft nach HARVEYS Vorstellung in der Weise, daß aus dem Luciferin unter der Einwirkung von O_2 , H_2O und Luciferase das Oxydationsprodukt *Oxyluciferin* entsteht. Dieses kann nun wieder durch verschiedene Einwirkungen, die zur O_2 -Entziehung führen, durch verschiedene Reduktionsmittel und besonders nascierenden H, und auch durch die Einwirkung von Licht, zu Luciferin reduziert werden.

¹⁾ RADZISZEWSKI: Über die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper. Liebigs Ann. d. Chem. Bd. 203, S. 305—336. 1880.; Ber. d. chem. Ges. Bd. 10, S. 70, 321, 493; Zur Theorie der Phosphoreszenzerscheinungen. Ebenda S. 597—601. 1883.

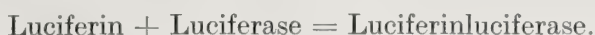
²⁾ Als Beispiel eines solchen leicht anzustellenden Chemilumineszenzversuches sei hier eine Vorschrift von TRAUTZ-SCHORIGIN angeführt, die ein schönes, rotglühendes Leuchten ergibt: 10 ccm Formaldehyd 35proz., 10 ccm K_2CO_3 40proz., 30 ccm H_2O_2 30proz., 10 ccm Pyrogallol 10proz.

Der ganze Vorgang entspricht daher etwa der Gleichung:



wobei L Oxyluciferin bedeutet.

Hierbei nimmt HARVEY an, daß sich der Oxydationsvorgang in zwei Reaktionsstufen abspielt:



Diese Leuchtreaktion verläuft soweit reversibel, daß sich weder eine Produktion von CO_2 noch von Wärme nachweisen ließ. Jedenfalls ist der Energieumsatz dabei äußerst gering.

Dies führt uns noch zu den *physikalischen Eigenschaften des tierischen Lichtes*.

Es ist ein ausgesprochen kaltes Licht und wegen des kaum oder gar nicht nachweisbaren Energieverlustes durch *Wärmeproduktion* auch als die billigste Form von Licht bezeichnet worden. LANGLEY und VERY bestimmten auf bolometrischem Wege die von dem Spektrum der Leuchtorgane von Pyrophorus ausstrahlende Wärme. Dabei ergab sich, daß das Insektenlicht nur von etwa $\frac{1}{400}$ der Wärmeproduktion begleitet ist, die sonst von gleichartig leuchtenden Flammen ausgeht. Die leuchtende Fläche lieferte pro Quadratzentimeter und Minute 0,0024 Calorien, und ein an Stelle des Bolometers eingeschaltetes Hg-Thermometer mit einer Kugel von 1 cm Durchmesser würde in der gleichen Zeitdauer nur um 2–3 Millionstel eines Grades Celsius ansteigen. In späteren Untersuchungen konnte LANGLEY bei Pyrophorus bolometrisch überhaupt keine Wärmestrahlung nachweisen, sie erwies sich geringer als $\frac{1}{80000}$ der von einer gleichgroßen Kerzenflamme ausgehenden Wärme. Auch andere Forscher konnten keine ultrarote Strahlung im Leuchtkäferlicht nachweisen. Der *Wirkungsgrad der tierischen Lichtenergieproduktion* kann demnach mit annähernd 100% angesetzt werden, während er bei künstlichen Lichtquellen nur wenige Prozent beträgt.

Auch ultraviolette Strahlen, wie sie nach einigen Angaben im Organismenlichte vorkommen sollten, sind nach übereinstimmenden Nachprüfungen nicht darin vorhanden. Das *Spektrum* erwies sich bei allen daraufhin von zahlreichen Forschern untersuchten Leuchtorganismen als ein kontinuierliches, aber an beiden Enden stark verkürztes (s. Abb. 343). Tabelle 2 zeigt den Bereich der gemessenen Wellenlängen. Bei Cypridina reicht es am weitesten nach dem kurzwelligen Ende, dem blauen Lichte entsprechend, das bei diesen

Ostracoden erscheint. Nach HARVEY geht die blaue Farbe bei der Luciferin-Luciferase-Reaktion durch Herabsetzung der Reaktionsintensität mittels Abkühlung in Gelb über. Auch lassen sich durch Mischung der Luciferine verschiedener Leuchtkäfer mit Luciferase der gleichen oder aber anderer Arten verschiedene *Farben des Leuchtens* hervorbringen. So reagiert Photinus-Luciferase

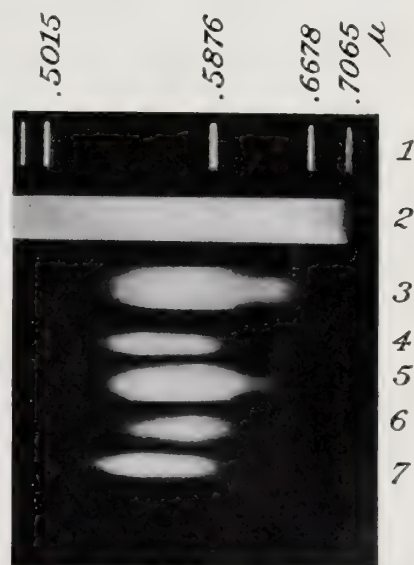


Abb. 343. Spektren von tierischem Licht. 3, 5, 6 vom Leuchtkäfer *Photinus pyralis*, 4 und 7 von *Photuris pennsylvanica*. Zum Vergleich: 1 von Heliumvakuumpipe, 2 von elektr. Glühlampe. (Nach W. COBLENTZ.)

mit Photinus- und Photuris-Luciferin mit rötlichem Licht, Photuris-Luciferase mit Photinus- und Photuris-Luciferin mit gelblichem. Bei manchen Tieren (Phengodes, Thaumtolampas) zeigen verschiedene Leuchtorgane verschiedene Leuchtfarben; bei gewissen Tintenfischen, deren Organe in blauer und roter Farbe leuchten, soll die rote durch eine dem Leuchtorgan vorgelagerte Scheibe von Chromatophoren bedingt sein. Bei dem Tiefseefische Maurolicus beobachtete MANGOLD einen lebhaften Farbwechsel der Leuchtorgane, der auf Strukturfarben beruht, die die umgebenden Reflektoren durch ihre faserige Struktur je nach dem Beobachtungswinkel der Lumineszenz erteilen, so daß diese weiß, gelb, grün oder blau erscheint.

Tabelle 2. Grenzen des Spektrums leuchtender Tiere.

Leuchttiere	μ	Beobachter
Cypridina Hilgendorffii	0,610—0,415	HARVEY 1919
Pyrophorus noctilucus	0,72 —0,486	DUBOIS 1886
Pyrophorus noctilucus	0,640—0,468	LANGLEY u. VERY 1890
Photinus pyralis	0,67 —0,51	IVES u. COBLENTZ 1909
Photinus consanguineus	0,65 —0,52	COBLENTZ 1912
Photinus	0,670—0,487	YOUNG 1870
Photuris pennsylvanica	0,59 —0,51	YOUNG 1870
Lampyrus	0,656—0,518	CONROY 1910
Phengodes laticollis	0,65 —0,52	MC DERMOTT 1911
Chaetopterus insignis	0,55 —0,44	LANCASTER 1868

Auch bei vielen anderen Leuchttieren wird von wechselnder Farbe des Lichtes berichtet. Zum Teil beruht dies auf einem physiologisch-optischen Grunde, da die subjektive Empfindung der Farbenqualität vom Adaptationszustande des Auges abhängt. So stellte MOLISCH bei Bakterienlicht fest, daß dieses dem helladaptierten Auge bläulichgrün, dem dunkeladaptierten aber gelblichweiß erschien. Die zahlreichen Angaben über die Farben des tierischen Leuchtens sind dabei größtenteils als subjektiv gefärbt anzusehen und die Untersuchungen des Spektrums von Wichtigkeit. Im ganzen herrschen die grünlichgelben Farbtöne vor.

Das tierische Licht unterscheidet sich demnach von dem anderer Lichtquellen lediglich durch die geringe Intensität und die Verkürzung des Spektrums. Es kann auch wie anderes Licht polarisiert werden, und auch ebenso Fluoreszenz, Phosphoreszenz und photochemische Wirkungen, wie die Beeinflussung der photographischen Platte oder phototropische Reaktion und Chlorophyllbildung bei Pflanzen, hervorrufen. In Anbetracht des minimalen Energieverbrauches und des maximalen Wirkungsgrades tritt auch stets aufs neue der Gedanke hervor, diese so ökonomische Form des Lichtes durch Nachahmung der chemischen Vorgänge künstlich hervorzubringen und zu verwerten. Nach den bisherigen Erfahrungen über Chemilumineszenz scheint es durchaus im Bereiche der Möglichkeit zu liegen, derartige leuchtfähige Systeme chemisch herzustellen.

Das tierische Licht selbst hat noch keine eigentliche technische Verwendung gefunden, obgleich man dabei z. B. photographieren kann. Nur die großen Leuchtkäfer Amerikas sind, hauptsächlich von Eingeborenen, gelegentlich zu Beleuchtungszwecken benutzt worden.

Nachträge und Berichtigungen zu Bd. VIII/1.

STERN, K.: Bewegungen kontraktiler Organe an Pflanzen. (Zu S. 107.) Noch nicht berücksichtigt waren die bei Abschluß der Korrektur bereits erschienenen Untersuchungen v. GUTTENBERGS über die Bewegungsmechanik des Laubblattes von *Dionaea muscipula* (Flora 118/119, S. 165. 1925). Nach diesen erfolgt die Schließbewegung des Blattes durch Turgorzunahme in dem zwischen oberer und unterer Epidermis gelegenen Schwellgewebe. Da dabei die untere Epidermis dem Ausdehnungsbestreben der Schwellenschicht nachgibt und sich ausdehnt, während sich die obere derbere Epidermis kaum ausdehnt, krümmt jede Spreitenhälfte sich nach innen. Die Dehnung der unteren Epidermis wird durch Wachstum fixiert, die Wiederöffnung durch allmähliches Wachstum auf der Blattoberseite bewirkt.

RIESSER, O.: Muskeltonus. (Zu S. 192 ff.) In dem Artikel über den Tonus der Muskeln ist zu meinem Bedauern ein Forscher nicht angeführt, der auf dem Gebiete des Tonus der glatten Muskeln von niederen Tieren sehr große Verdienste hat, nämlich JORDAN. Insbesondere wären zu nennen seine Arbeiten über die Holothurien, die in den Zoologischen Jahrbüchern Bd. 34, 1914 und Bd. 36, 1916 erschienen sind, sowie die Veröffentlichung: Der Tonus glatter Muskeln bei wirbellosen Tieren. Arch. néerland. de Physiol. Bd. 7. 1922. Dazu neuerdings u. a.: Die Physiologie des Nervenmuskelsystems bei den niederen Wirbellosen. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., 31. Jahresversammlung Kiel 1926. Diese Arbeiten müssen neben denen von v. UEXKÜLL als grundlegende angeführt werden.

RIESSER, O.: Kontraktur und Starre. (Zu S. 221, Anm. 4 und S. 222, Anm. 11.) Statt ABDERHALDEN: Pflügers Archiv Bd. 199, S. 491 muß es heißen: Pflügers Archiv Bd. 200, S. 186 1923.

RIESSER, O.: Ebenda. (Zu S. 238.) FÜHNER hat schon im Jahre 1911 in seiner Monographie: Nachweis und Bestimmung von Giften auf biologischem Wege, Urban & Schwarzenberg, Berlin-Wien, S. 110 die antagonistische Wirkung des Kokains gegenüber der Nikotinkontraktur ausdrücklich angeführt.

Sachverzeichnis.

- Abkühlungsreaktion des Warmblütermuskels 567, 615.
- „Absolute Kraft“ der Muskeln 346, 641.
- Acantharien, Myoide bei 31.
- Acetylcholin-Curare-Antagonismus 313.
- Acetylcholincontractur 237, 272.
- Acetylcholinwirkung und Aktionsströme 720.
- Adsorptionspotential 1033.
- Agonisten und Antagonisten, Tätigkeit der 725.
- Aktionsstrom, akzidentelle Oszillationen des 758.
- Aktionsströme bei Atmungstetanie 206.
- , Methoden zur Aufnahme der 787.
- der Augenmuskeln 731.
- bei Belichtung und Verdunkelung 869.
- , Wirkung von Berührungsreifen 870.
- im Blattstielgewebe (*Mimosa*) 873.
- , untersucht mit BRAUN-Röhre 743.
- des Darmes 737.
- der elektrischen Nerven 916.
- und Ermüdung 718, 726.
- bei natürlicher Erregung des Zentralnervensystems 720.
- der glatten Muskeln 735.
- des Herzens 785, 790.
- von Krebsmuskeln 727.
- markloser Nerven 757.
- des Muskels 708.
- und Muskelspannung 711.
- der Muskulatur 206, 229.
- bei myotoner Reizung 610.
- des N. depressor 755.
- einer Nervenfasern 755.
- des Oesophagus 736.
- bei Pflanzen 863.
- bei Pflanzen, antichrome 868.
- Aktionsströme bei Pflanzen, homodrome 868.
- , refraktäre Periode bei 713.
- bei reflektorischer Tätigkeit 732.
- bei Reizung der Großhirnrinde 731.
- des Retractor penis 730.
- , sensible Einflüsse auf die 726.
- sensibler Nerven 756.
- im Strychnintetanus 728.
- des Sympathicus 754.
- bei THOMSENscher Krankheit 728.
- bei tonischen Zuständen der Muskulatur 206, 229.
- beim Umklammerungsreflex des Frosches 730.
- des Uterus 738.
- , oszillatorische, bei Veratrinvirkung 719.
- bei Wadenkrampf 728.
- , willkürliche 722.
- Aktionsstromkurve, elektro-neuromotorische und elektromuskuläre Schwingungen in der 725.
- Aktivitätskoeffizient und Brutto-Ionenkonzentration (DEBYE) 1035.
- Akzessorische Nervenendigungen, pharmakologische Bedeutung 327.
- Alkali und Erdalkalifikationen, Einfluß auf Muskeltätigkeit 274.
- Alkoholcontractur des Muskels 232.
- Alles- oder Nichts-Reaktion bei Pflanzen 101.
- Ammoniakcontractur des Muskels 227.
- Ammoniumbasen, quaternäre, Wirkung auf Skelettmuskulatur 329.
- Amöben, Aggregatzustand der (RHUMBLER) 19.
- , Bewegungstypen der 2.
- (Geweihformstarre) 7.
- (Ionenwirkungen) 6.
- (Keulenform) 9.
- Amöben (Oberflächenströmung) 21.
- (Pupillenkugelform) 4.
- (Rollbewegung) 23.
- (Wanderform) 4.
- Amöboide Bewegung (Contractilitätstheorie) 13.
- Bewegungen (Erklärungen der) 16.
- Anelektrotonushypothese der Zitterfischimmunität 914.
- Anelektrotonus, physikalischer 702.
- Anfangszacke im Stromverlauf bei elektrischer Durchströmung des menschlichen Körpers 662.
- Anionen, Ca-fällende Muskelwirkung 280.
- der Neutralsalze, Einfluß auf die Muskeltätigkeit 278, 295.
- Anionenbehandlung sog., durch Hochfrequenzströme 956.
- Anodenwirkung, expansive, contractive bei Pflanzen 103.
- Anschlagszuckungen des Muskels 149.
- Antheren, Öffnungsmechanismus der 97.
- Antwortpotentiale 769.
- Arbeit der Flimmerzelle, mechanische 42.
- der Skelettmuskeln, Pharmakologie 343.
- Arbeitsgewinn (Kontraktionen unter, bei Pflanzen) 98.
- Arbeitshypertrophie des Muskels 561.
- Arterien, Dehnung der Muskel- 158.
- ASCHOFF-TAWARA-Knoten, Block im, Ekg 844.
- , Reizbildung im, Ekg 847.
- Atembewegungen bei Aufnahme von Aktionsströmen 807.

- Atemlähmung bei Faradisation 986.
 — durch Kondensatorentladung 987.
 Atemstillstand bei elektrischem Unfall 975.
 Atmung und Anaerobiose des Muskelgewebes 492.
 Atmungsgröße isolierter Froschgastrocnemien 482.
 Atmungshemmung bei exp. Elektroktion 964.
 — des Muskels durch Narkotica 360.
 „Atmungskörper“ 495.
 Atmungssteigerung des Muskels nach erschöpfender Reizung 487.
 Atmungstetanie, Aktionsströme 206.
 Atrioventriculäres Bündel, Störungen im 844.
 Atriumtachysystolie im Ekg. 840.
 Atrophie, degenerative, des Muskels 566.
 —, einfache, des Muskels 563.
 Augenleuchten 1072.
 Ausbreitungsphänomen (RHUMBLERSches) 20.
 Ausbreitungsstrom, Protoplasmabewegung 17.
 Automotilität 952.
 Automotilität, Flimmer- und Geißelzellen 44.
 Avitaminosen, Muskeldegeneration bei 543.
 Axialer Vorstrom, Protoplasmabewegung 17.
 Axonpotentiale und Gesamtaktionsstrom des Nerven 747.
 Bakterien, Elektrischer Gleich- und Wechselstrom, Einfluß auf 929.
 Bakterienlicht 1082.
 „Ballistisches Sklerometer“ 358.
 Basedowkranke, Hautkapazität bei 689.
 Basencontractur des Muskels 226, 285.
 Benetzungskraft 18.
 Bernsteinsäureoxydation 496.
 Bewegungsgleichung der eingliedrigen Kette 622.
 Bewegungsgleichungen des Massenpunktes 620.
 Binanten-Elektrometer nach DOLEZALEK 703.
 Binden-Elektroden nach EINTHOVEN 724.
 Bioelektrische Ströme, Ursache der 999.
 Biolumineszenz 1, 1069, 1072, 1080.
 Bipolare Reaktion von Pflanzen 103.
 Blätter, leuchtende 1059.
 Blattgelenke 100.
 —, Erregbarkeitsverhältnisse 102.
 —, extrapolare (intrapolare) Reizung der 103.
 Blausäure, Wirkung der, auf Muskelatmung 491.
 Blitzschlag (Allgemeines und Statistik) 990.
 —, Symptome bei 991.
 —, Todesursachen bei 990.
 Block, sino-aurikulärer 839.
 Blut, Leitungswiderstand des 681.
 Blutdruck bei Autokonduktionen 994.
 — bei Elektrisation (galvan. farad., sinusoid.) 958.
 — bei Elektronarkose 980.
 Blutdruckkurve bei Kondensatorentladung 988.
 Blutverschiebung durch Gleichstrom 942.
 BRONDGEESTscher Tonus 199.
 Bruchsackpseudopodien 11.
 Ca und Muskeleerregbarkeit 273.
 Campher, Muskelwirkung 323.
 Chemie der Muskulatur 442.
 Chemolumineszenz 1061, 1079, 1082.
 Chinincontractur des Muskels 236.
 Chloroformcontractur des Muskels 230.
 Chlorsilberketten (Theorie von HABER) 1018.
 Cholsäure, Muskelwirkung 242.
 Chronaxie bei Abkühlungsreaktion 616.
 — bei Entartungsreaktion 600.
 — des normalen Muskels 591.
 Cilioregulatoren 57, 64.
 Coffein (Beeinflussung der Muskel-Milchsäurebildung) 494.
 —, Muskelwirkung 234, 335.
 — und Na-Arseniat, Wirkung auf Milchsäurebildung und Atmung der Muskeln 359.
 COHNHEIMSche Felder 113.
 „Conductivity balance“ 867.
 Contractile Organe an Pflanzen 94.
 Contractilitätstheorie der amöboiden Bewegung 13.
 Contractur, chemische, des Muskels 242.
 — und Muskelstarre 218.
 Curare, Einfluß auf Erregungszeit von Nerv und Muskel 308.
 — und Nervenstrom 751.
 — Nicotin-Antagonismus 311.
 Curarevergiftung des elektrischen Organs 911.
 Cuticula, Potentialdifferenzen 764.
 — und rezeptive Substanz des Muskels 237.
 — Lähmung der Synapse 326.
 DEBYESche Theorie 1035.
 Deformation und Kontraktion des Muskels 650.
 Deformationspotentiale der Haut (Strömungsströme) 767.
 Deformationsströme beim Muskel nach DE MEYER 708.
 Degeneration der Muskeln 540, 543.
 — der Muskeln, albuminöse 550.
 — der Muskeln, anisotonische 545.
 — der Muskeln bei Ernährungsstörungen 543.
 — der Muskeln, fettige 550.
 — der Muskeln bei Infektionskrankheiten 543.
 — der Muskeln, isotonische 545.
 — der Muskeln, körnige 550.
 — der Muskeln, primäre und sekundäre 545.
 — der Muskeln, „röhrenförmige“ 552.
 — der Muskeln bei Starkstromreizung 544.
 — der Muskeln bei Tetanus 544.
 — der Muskeln bei Trichinose 544.
 — der Muskeln, vakuoläre und hydropische 551.
 — der Muskeln, wachstartige 545, 549.
 — und Regeneration der Muskeln 540.
 Dehnungskurve des Muskels 354.
 Dehnungsreflex, myotatischer des Muskels 200.
 Dehnungstheorie, Muskel- 573.

- Demarkationsstrom beim Muskel 704.
 Dermatomyositis 578.
 Dextrogramm (Elektrokardiogramm) 833.
 Dickenwachstum, primäres und sekundäres, bei Pflanzen 74.
 Differenzierungswachstum bei Pflanzen 72.
 Diffusionskapazität tierischer Gewebe 690.
 Diffusionspotential, Vernichtung des, durch einen Zwischenelektrolyten 1035.
 Diphaskette, gleichionige Theorie VAN LAARS 1008.
 —, NERNSTsche Formeln der 1002.
 —, Theorie der 999.
 Diphasketten, Versuche CREMERS an 1016.
 — mit einer Eiweißphase 1044.
 — mit einer inhomogenen Phase 1042.
 Dissoziationswärmen des Muskeleiweißes 520.
 DONNAN-Potentiale, Theorie 1036.
 Doppelbrechung des Muskels 118.
 Doppelreizung, elektrische, Effekt bei (Aktionsströme) 714.
 Doppelschicht, elektrische, an der Trennungsfläche zweier Lösungsmittel 1003.
 Drehmomente, relative, einzelner Muskeln 640.
 Drüsen, Elektrizitätserzeugung der 766.
 Dualismus der Muskelfunktion, Theorie 198.
 Dunkelwachstumsreaktion bei Pflanzen 85.
 Durst, Einfluß auf Überleitungszeit (Nerv-Muskel) 304.
 Effekte, thermoelastische, am Muskel 505.
 Ei, Einfluß von Gleich- und Wechselstrom auf das tierische 934.
 Eigendoppelbrechung 118.
 Eigenrhythmus (Aktionsströme) 716, 732.
 — der Nerven 750.
 — der Warmblüter muskulatur 717.
 Eindringungsvermögen von Salzen in Öl 1024.
 Eindringungsvermögen, Theorie 1026.
 Eingliedrig ebene Kette, Bewegungsgleichung 622.
 Eiweißkörper des Muskels 442.
 Eizellen, Plasmabewegung in 27.
 Ekg, Allgemeines 786.
 — (äquipotentiale Stellen im 836.
 —, Deutung des 829.
 —, Einfluß der Erwärmung und Kühlung 816.
 — und Herzfrequenz 816.
 —, Einfluß der Körperlage auf 806.
 — und Mechanogramm 818.
 — bei Myxödematösen 696.
 — in der Pathologie 838.
 —, wirbellose Tiere 798.
 — (Wirbeltiere) 796.
 —, zeitliche Verhältnisse bei verschiedenen Ableitungen 825.
 —, Zeitmessungen 826.
 Elastizität des Muskels, pharmakologische Beeinflussung 354.
 Elastometer und Muskelpharmakologie 358.
 Elektrische Erscheinungen, Ursache der 999.
 — Fische 876.
 — Nerven, Aktionsströme der 916.
 — Organe, allgemeine Charakteristik des Schläges 896.
 — Organe, chemische Zusammensetzung 919.
 — Organe, elektromotorische Kraft 900.
 — Organe, Ermüdbarkeit 910.
 — Organe und Körpergewicht 896.
 — Organe, Latenz, periphere Periodik des Schläges 896.
 — Organe, Ontogenese 879.
 — Organe, Pharmakologie 911.
 — Organe, Phylogenese 877.
 — Organe, sekundäre Entladung 901.
 — Organe, Stoffwechsel 919.
 — Organe, Summation 904.
 — Platte von Fischen (Electroplax), Aufbau 879.
 Elektrischer Strom, Gewöhnung an 930.
 — Stromtod, Statistik 974.
 Elektrisches Organ, Erholungsperiode 903.
 Elektrisches Organ, Selbsterregung des 901.
 — Organ, supernormale Phase des 904.
 — Organ, Temperaturabhängigkeit des Schläges 905.
 Elektrische Unfälle (Statistik) 978.
 Elektrische Wechselfelder, chemische Wirkung 951.
 Elektrischer Unfall, Todesursache beim 972.
 — Unfall, Symptomatik 975.
 Elektrizität, Einfluß atmosphärischer, auf den Organismus 927.
 —, allgemeine Wirkung der statischen 945.
 —, sekundäre Wirkungen zugeführter 926.
 Elektrizitätserzeugung der Haut und Drüsen 767.
 — durch Lebensäußerungen 657.
 Elektroblasten 880.
 Elektroden, unpolarisierbare 789.
 —, verschiedene, bei Aktionsströmen 722, 723.
 Elektrodenarten, verschiedene Polarisierbarkeit derselben 694.
 Elektrodagnostik der Muskeln, Untersuchungsmethoden 582.
 Elektrodynamische Felder, allgemeine Wirkung 947.
 Elektrokultur, Stimulation und Schädigung durch 936.
 —, Theorie 938.
 Elektroktion, anatomischer Befund bei experimenteller 970.
 —, experimentelle, Einfluß der Periodenzahl 962.
 — beim Menschen 972.
 — beim Tier 960.
 Elektrolyse, anatomischer Befund bei Gewebs- 997.
 Elektrolytgehalt des Muskels 127.
 Elektromotorische Erscheinungen, sekundäre, an tierischen Organen 682.
 — Kraft bei Diphasketten 1001.
 — Kraft und Verteilungsgleichgewicht 1005.
 Elektronarkose beim Kaltblüter 982.
 —, Theorie der 983.
 — beim Warmblüter 979.

- Elektropathologie der Muskeln 593.
 Elektrolaxen, Präformation der 885.
 Elektrotherapie der Muskeln 616.
 Elektrotonus, physikalischer 657, 699.
 —, polarisatorische Theorie des 702.
 Elektrovagogramm 753.
 Endoenzym beim Leuchten 1071.
 Energetische Ableitung des Phasengrenzpotentials (LUTHER) 1006.
 Energieproduktion der Flimmerzelle 41.
 Energiequelle der Muskelkontraktion 441.
 Energieverbrauch bei elektrischer Muskelarbeit 943.
 Entartungsreaktion des Muskels 542, 595.
 —, Ermüdungserscheinungen der Muskeln 605.
 —, histologische Befunde bei 605.
 Enthirnungsstarre 201.
 Entionisierungswärme des Eiweißes im Muskel 520.
 Entlastungskurve, Muskelpharmakologie 356.
 Entwicklung, Beeinflussung durch elektrodynamische und magnetische Felder 947.
 — Einfluß von Hochfrequenzfeldern auf die 953.
 Entzündungstheorie der Muskelatrophie (STRÜMPELL) 573.
 Ergographie 188.
 Erholungsperiode, oxydative, des Muskels 523.
 Erholungssauerstoff der Muskelatmung 486, 487.
 Ermüdungsmaximum der Muskelatmung 488, 521.
 Ermüdungsphase, Muskelatmung 487.
 Ernährungsstörungen, Muskeldegeneration bei 543.
 Erregbarkeit des Muskels, Beeinflussung durch Pharmaka 329.
 Erregbarkeitswerte einzelner Muskeln 589.
 Erregungscontracturen des Muskels 209, 236.
 Erregungszeit von Nerv und Muskel, pharmakologische Beeinflussung 308.
 „Erschlaffungswärme“ des Muskels 508.
 Exostosenbildung bei Myositis 579.
 Extraktivstoffe, stickstoffhaltige, der Muskulatur 447.
 Extrawärme bei Arbeitsleistung des Muskels 512.
 Extrawiderstand bei Aufnahme der Aktionsströme 789.
 FALTASches Dreieck 123.
 Faradisation, allgemeine 939.
 Faserabschnitte, gequollene, von Muskeln 562.
 Fettumsatz bei Muskelarbeit 465.
 „Fibrilläre Zerklüftung“ 552.
 Fiederung des Muskels 643.
 FLEISCHL-Effekt 696.
 Flimmerbereitschaft des Herzens 963.
 Flimmerbewegung, Automatie 44.
 —, Metachronie der 40.
 — und Sauerstoff 56.
 — und Temperatur 54.
 —, Zentralnervensystem 63.
 Flimmerelement 60.
 Flimmern, entoptisches, im niederfrequenten Wechselfeld 949.
 Flimmerplatten 61.
 Flimmerschwellung, Wirkung des elektrischen Stroms 55.
 Flimmerzelle, Energieproduktion 41.
 —, Ionenwirkung 47.
 —, mechanische Arbeit der 42.
 —, osmotischer Druck 53.
 —, Permeabilität der 53.
 Fluoreszenz tierischer Organe 1072.
 Fontänenströmung, Protoplasmabewegung 11.
 Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven 747.
 Fulguration, Gewebsstörung durch 995.
 Funkenentladungen, allgemeine Wirkungen 956.
 Galvanisation, allgemeine 940.
 Galvanotaxis 60, 61, 63.
 Gegenspannung lebender Gewebe, Bestimmung der 684.
 Gehirnveränderungen, histologische, bei experimenteller Elektroktion 971.
 Geißelbewegung 57, 58.
 Gelatinierungstheorie der Muskelkontraktion 536.
 Gelenke (pflanzliche), Biegungsfähigkeit 100.
 —, organische und ihre Freiheitsgrade 646.
 Gelenkschluß 648.
 Geoelektrische Phänomene an Pflanzen 764.
 Gesamteiweißgehalt des Muskels 446.
 Gesamtschwerpunkt des Muskels 626.
 Geschwindigkeit des Wachstums der Pflanzen 81.
 Geschwülste, elektrische Leitfähigkeit von 680.
 Gewebsspannungen der Pflanzen 106.
 Geweihformstarre (Amöben) 7.
 Gifte, Einfluß auf Ekg 817.
 Glasketten (CREMESche Versuche) 1013.
 — (HABERSche und KLEMENSIEWICZsche Versuche) 1019.
 — (HABERS Theorie) 1021.
 — (HOROVITZsche Theorie) 1020.
 Glatte Muskeln siehe Muskeln, glatte.
 Gleichgewichtspunkt und Richtpunkt (Gelenkmechanik) 634.
 Gleichstrom, intermittierender, Elektro-Narkose durch 979.
 Gleichströme, allgemeine Wirkung der, auf die Gewebe 928.
 —, spezielle Wirkungen der 956.
 Gleichstromwiderstand des menschlichen Körpers, Theorien der Variabilität 666.
 — beim Nerven 678.
 —, Schwankungen des, bei Durchströmung d. menschlichen Körpers 661, 664.
 Gleich- und Wechselstromwiderstand, Differenz zwischen (HERMANNscher Polarisationsquotient) 693.
 Gleichstromwirkung, Theorie der, bei Protisten 932.
 Großhirnrinde, Aktionsströme bei Reizung der 731.
 Haftdrucktheorie (bioelektrische Ströme) 692.
 Hämolyse durch Kondensatorentladung 989.

- Halbdurchlässige Scheidewände, elektrische Eigenschaften 1001.
 Härtemessung, Methoden der, am Muskel 211.
 Härteveränderung der Muskeln durch Ammoniak 357.
 Haut, Elektrizitätserzeugung der 766.
 Hautkapazität bei Basedowkranken 689.
 Hautmuskeln, leitfähigkeitssteigernde Wirkung 661.
 Hautpotentiale, ältere Untersuchungen über die 768.
 Hautwiderstand, elektrischer 789.
 Hefezellen, elektrisch. Gleich- und Wechselstrom, Einfluß auf 929.
 Heliozoen (Bewegungstypen) 11.
 HERMANNSche Inkrementtheorie 698.
 Herz, Aktionsströme des 785.
 —, Einfluß der Lageveränderung auf Ekg 804.
 —, Kittlinien des 116.
 —, Mechanogramm des, und Ekg 818.
 —, Treppe 189.
 Herzblock im Ekg 844.
 Herzfrequenz, Einfluß auf Ekg 816.
 — kleiner Tiere 786.
 Herzkammer, Einfluß der Vagusreizung auf Ekg 812.
 Herzmuskeln, histologisch 115.
 —, Säurewirkung an 225.
 Herzmuskelsegmente 830.
 Herzstillstand bei Kondensatorentladung 988.
 Herztod bei elektrischem Unfall 975.
 Herzton, zweiter, und Ekg 837.
 Hirsches Bündel, Leitungsstörungen im 844.
 — Bündel, Reizbildung im 847.
 H-Ionenkonzentration und Muskelstarre 223.
 H- und OH-Ionen an glatten Muskeln 295.
 Hochfrequenzfelder, spezielle Wirkungen 993.
 —, Stoffwechseleinfluß 951.
 Hochfrequenzfunken, spezielle Wirkungen 995.
 Hochfrequenzströme, allgemeine Wirkungen der 953.
 —, spezielle Wirkungen 993.
 Hohlmuskeln, Mechanik der 651.
 Hypertrophie und Atrophie der Muskeln 540, 558.
 — und Hyperplasie des Muskels 560ff.
 — der Vorkammern im Ekg 839.
 Jenningsche Hypothese der Barrierenbildung 5.
 Immunität der Zitterfische gegen ihren eigenen Schlag 914.
 Impedanz des Körpers und elektrische Unfälle 673.
 Inaktivitätsatrophie des Muskels 563, 571, 576.
 Inanitionsatrophie des Muskels 563.
 Induktionsströme, Widerstand des Körpers gegen 665.
 —, (spezielle) Wirkungen der 984.
 Infektionskrankheiten, Muskeldegeneration bei 543.
 — und Myositis 577.
 Infusorien, Myoide bei 33.
 Inkrementtheorie von HERMANN 698.
 Innervation, parasympath. des Tonus 209.
 —, plurisegmentale, der Muskeln 301.
 — des quergestreiften Skelettmuskels 569.
 —, tonische 215.
 Insekten, Muskeln der 115.
 Ionen, Flimmerzelle, Wirkungen auf die 47.
 —, Wirkungen auf glatte Muskeln 364.
 Ionenradius (Einfluß der Hydratation) 1051.
 Ionensiebtheorie der Membranpotentiale 1049.
 Ionenteilungsverhältnisse an Phasengrenzen 1004.
 Ionenverteilung (Abhängigkeit von der Dielektrizitätskonstante) 1032.
 Ionenwirkungen (Amöben) 6.
 — am Muskel; physico-chemische Grundlagen der 286.
 Irresponsive Periode des Nerven 750.
 Irreziprozität der Latenz vom Nerv u. Muskel 302.
 Isochronie der Erregung im Nerv und Muskel 308.
 Isotonische und isometrische Kontraktion des Muskels 148.
 Kalistrom am Muskel 270.
 Kalium- u. Muskeltonus 265.
 Kaliumcontractur des Skelettmuskels 240.
 Kaliumlähmung des Muskels 266, 322.
 Kammerflimmern bei exp. Elektrokution 961.
 — bei Faradisation 985.
 Kammerkomplex QRSt (Ekg) 831.
 Kältereaktion des Warmblütermuskels 596.
 Kapazität, elektrische, lebender Gewebe 684ff.
 —, physikalische Faktoren 688.
 —, elektrostatische, bei Ableitung des Ekg 787.
 —, Polarisierung und Widerstand, Allgemeines über 668.
 Kataleptische Totenstarre 258.
 Kathodenwirkung (expansive kontraktive bei Pflanzen) 103.
 Kationen der Neutralsalze u. Muskeltätigkeit 292.
 Kernhüllengrenze (Theorie d. Elektrotonus) 700, 702.
 Kernleiter, Nerv als 700.
 Kernringe bei Muskelatrophie 567.
 Keulenform (Amöben) 9.
 K-Ionen und Muskeltonus 208.
 Kittlinien des Herzens 116.
 Knochenbildung in Muskelnarben 579.
 Koferment der Gärung 495.
 Kohäsionsgrenze (Muskelelastizität) 354.
 Kohäsionsmechanismen bei Pflanzen 95.
 Kolloidprozesse bei der Ladbarkeit der Organe 692.
 Kolloidveränderungen an den Verkürzungsorten des Muskels 417.
 Kolloidzustandsänderungen am Orte des Lactacidogenwechsels im Muskel 437.
 Kondensatoreigenschaften lebender Gewebe 691.
 Kondensatorenthorie des Zitterfischschlages 924.
 Kondensatorentladung, anatomischer Befund bei Tod durch 989.
 —, spezielle Wirkungen der 986.
 Kongorotsäure, osmotischer Druck der 1036.
 Kontraktionen unter Arbeitsaufwand bei Pflanzen 107.

- Kontraktionen unter Arbeitsgewinn bei Pflanzen 98, 107.
- Kontraktursubstanzen und Muskelatmung 360.
- Konzentrationseffekt bei Pflanzen 763.
- , theoretische Erklärung 1027.
- Konzentrationsketten, Abhängigkeit der Stromrichtung 1030.
- , Berechnung von Wosnesensky. 1028.
- Körperhaltung, Einfluß auf Ekg 793.
- Körperoberfläche, Ladungen der 768.
- Kraftkurven menschlicher Muskeln 645.
- Krampfanfälle durch intermittierenden Strom 981.
- Krampferscheinungen bei experimenteller Elektroktion 964.
- Krebsmuskeln, Aktionsströme von 727.
- Krebsschere, Summation an der 307.
- Kreislaufwirkungen von gleich- und niederfrequenten Wechselströmen 957.
- Lactacidogen 390—396.
- , Vorkommen in der Muskulatur 384.
- Lactacidogenspaltung 423.
- Lactacidogenstoffwechsel 274.
- Lactacidogenwechsel, Beeinflußbarkeit des 428, 434.
- Ladungserscheinungen an tierischen Organen 683.
- Laevogramm (Elektrokardiogramm) 833.
- Lähmung der Synapse 326.
- Läsionsruheströme am Apfel 762.
- Latenzzeit bei Blattgelenken 101.
- der elektrischen Organe 899.
- des Muskels 173.
- Leichen, Leuchten von 1060.
- Leistungsänderungen bei Muskeldegeneration 542.
- Leitungsgeschwindigkeit des elektrischen Nerven 916.
- Leitungsvermögen, doppelsinniges, des Malapterurusnerven 916.
- Leitungswiderstand des Gesamtkörpers und der Haut des Menschen 658.
- Leitungswiderstand des Gesamtkörpers und der Haut der Tiere 675.
- des Körpers 657.
- des lebenden Gewebes 658.
- bei Pflanzen 675.
- Leuchtbakterien 1059, 1076.
- , demitrifizierende 1067.
- , Ernährung von 1064.
- , Sauerstoffbedarf von 1065.
- Leuchtbakterieninfektion 1061.
- Leuchtdrüse bei Cephalopoden 1074.
- Leuchten, anaerobes 1067.
- von Fischen 1060.
- von Fleisch 1060.
- von Pflanzen 1057.
- , scheinbares von Pflanzen 1069.
- Leuchtorgane 1073, 1075, 1080.
- Leuchtorganismen 1081.
- Leuchtreaktion 1081.
- Leuchtsekret 1076, 1078.
- Leuchtvorgang, chemische Natur des 1069.
- Leukocyten, Bewegung der 26.
- Licht, Einfluß bei Leuchtieren 1078.
- , Entwicklung von 1057.
- , Farbe des von Leuchtieren 1082.
- Lichteigenschaften von Pflanzen 1061.
- Lichtenergie bei Tieren, Produktion von 1072.
- Lichtenergieproduktion 1081.
- Lichtentwicklung bei Pflanzen 1057.
- Lichtproduktion, Einfluß von Temperatur 1079.
- Lichtwachstumsreaktion 83.
- Listingsches Gesetz 648.
- Lobi electrici 886.
- Leuchtdrüsen 1078.
- Luciferase 1071, 1080.
- Luciferin 1071, 1080.
- Luminiscenz 1057.
- durch Infektion mit Leuchtbakterien 1076.
- , extracelluläre 1078.
- , intracelluläre 1077.
- , tierische 1072, 1075.
- Lungenschnecke, elektr. Organe 877.
- Luxatio coxae congenita, Freiheitsgrade bei 647.
- Lymphocyten, Bewegung der 26.
- Magnetische Felder, allgemeine Wirkung auf Organismen 947.
- Malapterurus, elektrische Organe 721, 878, 890.
- Massen- u. Schwerpunktsbestimmung an menschlichen Gliedmaßen 637.
- Mathiola Tropaeolum, Wirkung von Lichtreizen auf 869.
- Meßinstrumente zur Aufnahme der Aktionsströme des Herzens 786, 792.
- Membraneigenschaften 1053.
- Membranladung 1051.
- Membranpotentiale 1000.
- (Versuche u. Theorie von MICHAELIS) 1050.
- Membrantheorie (BERNSTEIN) 1013.
- des Zitterfischschlages 923.
- Mesenchymzellen, Bewegung der 29.
- Metachronie, Flimmerbewegung der 40.
- Methoden der Härtemessung am Muskel 211.
- zur Messung des Wachstums der Pflanzen 74.
- Mikroorganismen, photogene 1076.
- Milchsäure in der glatten Muskulatur 475.
- , Muttersubstanz der 385.
- im Muskel 392.
- , Regeneration der in der Muskulatur 394.
- , Ursprung der im Muskel 378.
- Milchsäurebildung im Muskel 371, 393, 424, 430.
- des (blutdurchströmten) Muskels am lebenden Tier 373.
- , Verlauf der im Muskel 485.
- Mimosa, Erholungsreaktion nach Reizung 102.
- Mimulus, kontraktile Organe von 100.
- Muscarin, Einfluß auf Ekg 820.
- Muschelfuß, Bewegung des 650.
- Muskel, siehe auch Skelettmuskel.
- , absolute Kraft 151, 346, 641.
- , Alles- oder Nichts-Gesetz 163.
- , Contractur der 190.
- , Kontraktionshöhe, rhythmische Veränderungen 188.
- , Dehnung der 146.

- Muskel, doppelt- u. schräge-
streifte, histolog. 117.
—, eingelenkige 629.
—, Elastizität 155.
—, Elektrolytgehalt 127, 260.
—, Ermüdung des 187, 190.
—, Erregbarkeit verschiede-
ner Stellen des 310.
—, Gallenkontratur 242.
—, Gesamtleitfähigkeit 131.
—, glatte, siehe auch glatte
Muskeln.
— —, Chemie der 474.
— —, Glykogengehalt 474.
— —, histologisch 116.
— —, physikalische Chemie
der 144.
— —, Säurewirkung am 225.
— —, Sperrung 193.
— —, Temperaturwirkung
auf die 181.
— —, Tonus 192.
— —, Verhalten gegenüber
dem Wechsel des osmo-
tischen Drucks 363.
— —, Wassergehalt 475.
— —, Wirkung anorganisch.
Ionen auf 292.
—, Guanidin, Wirkung des
auf den 331.
—, isolierter, Leitungsfähig-
keit 282.
—, Kontraktionen mit An-
fangshemmung 159.
—, Kontraktion, histolog.
Messungen 114.
— —, isometrische und iso-
tonische 148.
—, Kontraktionstheorien v.
histolog. Standpunkt aus
119.
—, Kontraktionswelle 113.
— —, Leitungsgeschwindig-
keit der 173.
—, Kreatinin im 452—454.
—, Kreatin, funktionelle Be-
deutung des 362.
—, Längenkurve des 175, 178.
—, Längen-Spannungsdi-
agramm 146.
—, Längsnerven, seiner ein-
zelnen Abschnitte 178.
—, Latenzzeit 171.
—, Leistungsfähigkeit des
279.
—, Leistungssteigerung durch
galvanischen und fara-
dischen Strom 944.
—, Maximalfrequenz der Ak-
tionsströme 715.
—, Milchsäure, calorischer
Quotient der 517.
—, mechanische Eigenschaf-
ten 146.
- Muskel, mechanische Erreg-
barkeit 310.
—, mehrgelenkige 631.
—, Milchsäure und Lactaci-
dogenwechsel 422.
— —, oxydative Beseitigung
der 393.
—, Milchsäureanhäufung
während der tetanischen
Ermüdung 481.
—, Milchsäurebildung, Be-
einflussung durch Coffein
u. Na-Arseniat 359, 494.
—, Milchsäurebildung wäh-
rend des Hautreaktions-
zustandes 407.
—, — und Pharmaka 360.
—, Milchsäuregehalt des ru-
henden 371.
—, Nacherschaffung 157.
—, Nachschumpfung 157.
—, Nachspannung 157.
—, Nutzeffekt des Erholungs-
vorganges 524.
—, optischer Reiz für 309.
—, osmotischer Druck im 128.
—, quantitative Zusammen-
setzung des 473.
—, Quellungserscheinungen
133.
—, Refraktärstadium 190.
—, Reizung 167.
—, rote und weiße 122, 173.
—, Ruhestrome des 704.
—, Sauerstoffverbrauch bei
elektrischer Reizung 478.
—, Selbstunterstützung des
185.
—, Spannungskurve des 179.
—, Sperrvorrichtung des 188.
—, Stäbchendoppelbrechung
118, 535.
—, submikroskopische Struk-
tur 118.
—, Summationszuckung des
182.
—, summierte Zuckung des
182.
—, Tetanus des 182, 186.
—, thermische Zuckung 253.
—, Tragerekord 162.
—, Treppe des 189.
—, Verhalten dess. in anelekt-
rolytischen Lösungen 137.
—, Verhalten in Lösungen
von Neutralsalzen 134.
—, Verhalten in sauren und
alkalischen Lösungen 136.
—, Verkürzung des 175.
—, Wärmebildung, zeitlicher
Verlauf der 507.
—, Wärmestarre, Milchsäure-
bildung bei der 376.
—, Wasseraufnahme 138.
- Muskel, Wirkung der Tem-
peratur auf die Kontrak-
tionswelle 180.
—, zeitlicher Verlauf der me-
chanischen Änderung 174.
—, Zuckungsträgheit 596,
614ff.
Muskelaktion, dualistische
Theorie der 197.
Muskelaktionsströme 766.
Muskelanlage 559.
Muskelatrophie, arthrogene
570ff.
Muskelarbeit 160.
Muskelbestandteile, anorga-
nische 469.
Muskelbrei, Abbau des Gly-
kogens 432.
Muskeldegeneration, Ursa-
chen der 548.
Muskeldegenerationen, ischä-
mische 578.
Muskeldystrophie 572.
Muskelentzündungen, syphi-
litische 578.
Muskelermüdung 187, 190.
Muskelerregbarkeit 273.
Muskelfasergrenzschichten,
Permeabilität 127.
Muskelhärte 158, 579.
Muskelhistologie 108.
Muskelkernschläuche 564.
Muskelkontraktion, Chemis-
mus der 438.
—, Steigerung der H-Ionen-
konzentration 408.
—, zeitlicher Verlauf der
166.
Muskelcontractur und Span-
nungsleistung 224.
Muskelknospen 553, 557.
Muskelkolloide 580.
Muskelkraft, absolute 151,
346, 640.
Muskelkraft u. Drehmoment
646.
Muskelplasma 442.
Muskelpreßsaft 124ff.
— im Ultramikroskop 118.
—, Viscosität des 125.
Muskelproteine, isoelektrisch.
Punkt 445.
Muskelspannung 560.
Muskelstarre bei exp. Elek-
trokution 967.
— und H-Ionenkonzentra-
tion 223.
— bei Kondensatorent-
ladung 988.
Muskelstroma 445.
Muskelstätigkeit und anorga-
nische Ionen 260.
—, kolloidchemische Vor-
gänge 409.

- Muskelton 272, 561.
 Muskeltonus 164, 725.
 Muskeluntersuchung im polarisierten Licht 111.
 Muskelverpflanzung, freie 555.
 Muskelwirkung im Körper 619.
 Muskelzellschläuche 546, 550.
 Muskelzugresistenz 159.
 Muskelzustand, tonische Veränderungen des und die Frage ihrer Messung 210.
 Muskuläre Koordination 633.
 Myasthenia gravis 611.
 Myelinformen und Plasmabewegung 25.
 Myogelose 580.
 Myogen 125.
 Myogenfibrin 125.
 Myoide 33.
 Myosin 125.
 Myosinfraktion 466.
 Myosinfibrin 125.
 Myositis 540, 576ff.
 Myotone Reizung, histologische Befunde bei 611.
 —, Aktionsströme bei 610.
 Myotonia congenita (Thomassensche Krankheit) 607.
 Myotonie 562.
 Myotonische Reaktion 594, 607.
 Myxomyceten (Bewegungstypen) 10.

 Nachcontractur des isolierten Muskels 204.
 Narbengewebe, kontraktives 100.
 Narkose und Cilien Schlag 64.
 —, Einfluß bei exp. Elektrokution 968.
 — des elektrischen Organs bei Torpedo 913.
 Narkosestarre der Tiere 205.
 Narkotica und das Leuchten der Pflanzen 1067.
 —, Wirkung an glatten Muskeln 365.
 Natriumfluoridcontractur des isolierten Muskels 243.
 Natriumjodidcontractur des isolierten Muskels 242.
 Natriumperchloratcontractur des isolierten Muskels 242.
 Natriumsalicylatcontractur d. isolierten Muskels 242.
 Natronlaugecontractur des isolierten Muskels 228.
 Negativitätswelle (Aktionsströme) 710.

 Nekrose der Muskeln 550.
 Nematodenei, Plasmabewegung 27.
 Nerv, optischer Reiz für 309.
 Nerven, marklose Endplatten der 301.
 — —, der Warmblüter 758.
 —, refraktäre Phase bei Aktionsströmen 750.
 Nervendegeneration und Curarewirkung 312.
 Nervenendigungen, akzessorische im Muskel 301.
 Nervenendorgan, Entwicklung des 299.
 —, Ermüdbarkeit 305.
 —, Morphologie 300.
 —, Transformation der Reize im 306.
 Nervenendplatte siehe Nervenendorgan.
 Nervenfasern, akzessorische 568.
 —, ultraterminale 300.
 Nervenlähmung bei exp. Elektrokution 967.
 — durch Kondensatorentladung 988.
 Nervensystem und Ausbreitung der Leuchterregung 1078.
 Nervenzentren elektrischer Organe 907, 916.
 Nervus depressor, Aktionsströme des 755.
 Nepenthes, Aktionsströme v. 866.
 Nepentheskanne, Ruheströme 760.
 Neurotonische Reaktion bei Syringomyelie 611.
 Neutralsalze, Kationen der, und Muskeltätigkeit 261.
 Nikotin und Curare, Antagonismus von 311.
 —, Wirkung auf Skelettmuskel 311.
 — -Physostigminantagonismus am Muskel 312.
 Nikotincontractur des isolierten Muskels 237.
 Normalelektrolyt bei Nitrobenzolketten 1030.
 Novocain, contracturhemmende Wirkung des 325.
 Nutzeffekt des Erholungsvorgangs des Skelettmuskels 524.
 Nutzzeit, Verlängerung bei Entartungsreaktion 599.

 Oberflächenspannung von Muskelpreßsäften 125.
 Oberflächenspannungsdifferenzen (an Flüssigkeitstropfen) 17, 18.
 Oberflächenspannungstheorie des Muskels 119, 535.
 — der Plasmabewegung 19.
 Oberflächenströmung von Amöben 21.
 Öffnungszuckungen bei Entartungsreaktion 604.
 Ölketten, gleichionige (Theorie) 122, 1024, 1026.
 Ölfeischäume, mikroskopische 19.
 Optimumkurve des Wachstums bei Pflanzen 80.
 Osmotische Ableitung des Donnan-Potentials 1037.
 — der Konzentrationskette (NEBNS) 1001.
 Osmotischer Druck im Muskelinneren 128.
 — — der pflanzlich. Schließzellen 99.
 Osmotische Druckänderung bei der Muskelzuckung 533.
 Oxydationshemmung durch Narkotica (Muskelchemismus) 320.
 „Oxydationsquotient“ der Milchsäure beim Muskel 397, 480, 489, 524.

 PACINISCHE Regel der Richtung des Zitterfischschlages 917.
 Paramyotonie, myotonische Reaktion bei 607.
 Parasympathicus- und Muskeltonus 209, 216.
 Passiv-elektrische Erscheinungen im Tier- und Pflanzenreich 657.
 Pathogenität von Leuchtbakterien 1064.
 Pelomyxa, Bewegungstypen von 10.
 Peridineen, Leuchten der 1057.
 Periodik, periphere, der elektrischen Organe 901.
 Periodizität des Leuchtens von Tieren 1079.
 — der Zellteilung 75.
 Permeabilität der Flimmerzelle 53.
 —, Membran, scheinbare, einseitige 1039.
 — (Muskel) und Narkose 320.
 — (Muskel), Veränderung durch den elektrischen Strom 695.
 — und Polarisierbarkeit 693.

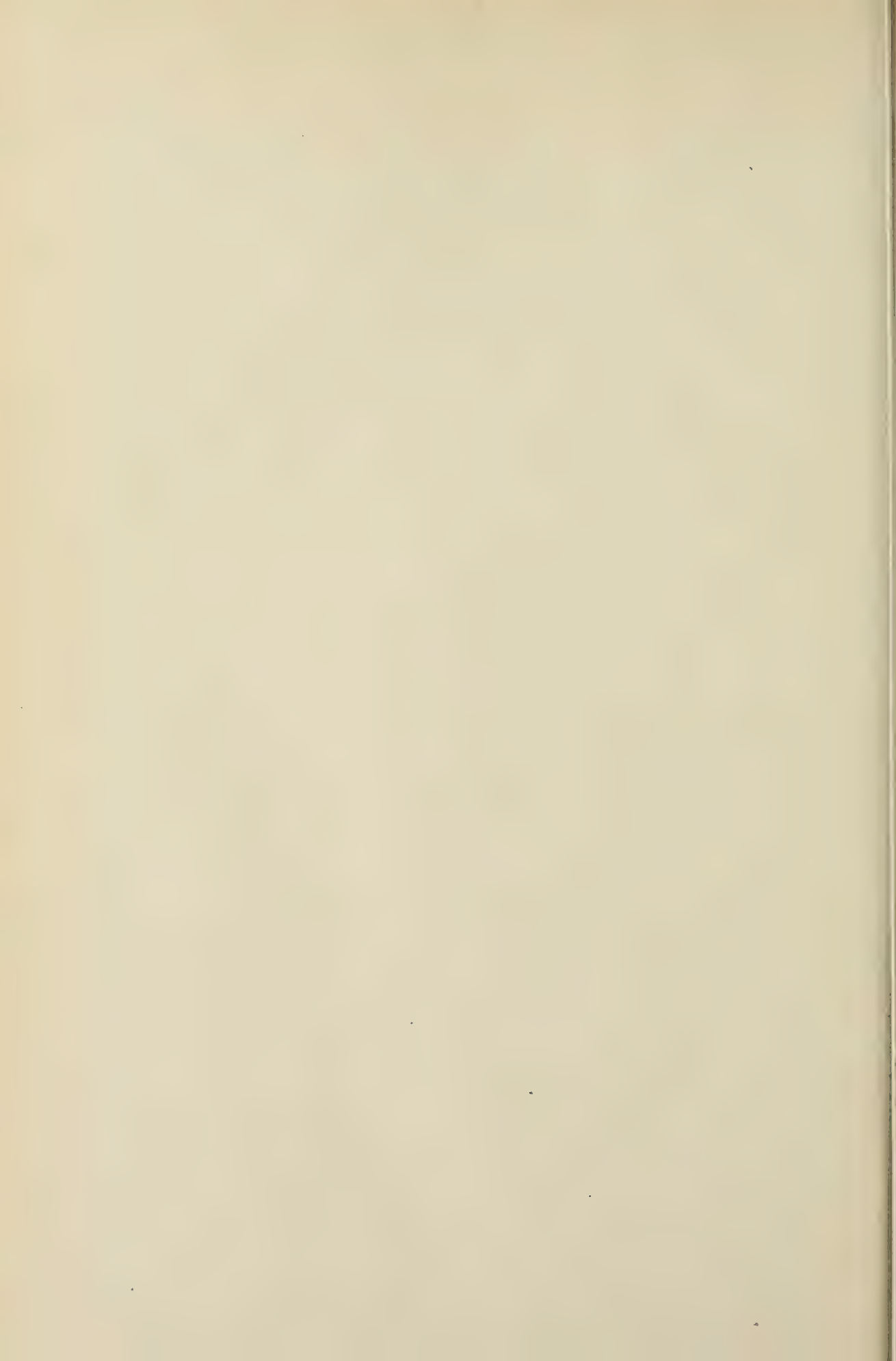
- Permeabilitätsänderungen von Muskelfasergrenzschichten 410.
- Pflanzen, Lichtentwicklung bei 1057.
- und Tierwachstum, Vergleich zwischen 74.
- Pharmakologie der elektrischen Organe 911.
- glatter Muskeln 362.
- des Muskelstoffwechsels 359.
- Pharmakologische Steigerung der Erregbarkeit glatter Muskeln 366.
- Phasengrenzkraft 1001.
- beim Verteilungsgleichgewicht (BAUER) 1033.
- Phasengrenzpotential (LUTHER), energetische Ableitung des 1006.
- Phosphationen und Muskelleistungsfähigkeit 282.
- Phosphoreszenz bei Organismen 1072.
- Phosphorsäurebildung im Muskel 381, 405, 410.
- Photoelektrische Effekte bei Pflanzen 869.
- Photogenase 1076.
- Photogene 1080.
- Physostigmin, Muskelwirkung 332.
- Pigmentzellen, amöboide Beweglichkeit der 29.
- Pilze, leuchtende 1057.
- Plasmabewegung (Oberflächenspannungstheorie) 19.
- Plasmakontraktion (Pflanzen) 105.
- Plasmaströmung (Zellteilung) 28.
- Plastischer oder Sperrtonus 198.
- Polare, elektrische Reaktionen bei Pflanzen 102.
- Polarisation an diphasischen Ketten 1046.
- der elektrischen Organe 919.
- und elektrostatische Kapazität bei Elektrokardiogramm 787.
- , morphologische, bei Eizellen 934.
- an Porenmembranen 1047.
- , Widerstand und Kapazität, Allgemeines über 668.
- Polarisationserscheinungen des menschlichen Körpers 667.
- Polarisationskapazität von Elektroden 696.
- der Haut 692.
- Polarisationskonstante tierischer Gewebe 693.
- Polarisationsquotient (HERMANN) 693.
- Polarisierbarkeit im Elektrotonus 694.
- und Permeabilität tierischer Gewebe 693.
- Pollenentleerungsmechanismus 97.
- Polymyositis, mikroskopische Muskelveränderungen bei 578.
- Polyphasische Elektrolytketten (CREMER) 1011, 1017.
- Porenmembranen 1000.
- Porenwand, Ladung der 1051.
- Potentialdifferenz bei extrapolarer Ableitung 699.
- an zwei Hautstellen 766.
- reversibler Elektroden bei Phasengleichgewicht 1007.
- Potentialschwankungen, Richtung derselben (b. menschlich. Herz) 803.
- Probeexcision von Muskelsubstanz 542.
- Protisten, elektrischer Gleich- und Wechselstrom, Einfluß auf 930.
- , Theorie der Gleichstromwirkung bei 932.
- Pseudohypertrophie der Muskeln 572.
- Psychophysische Faktoren beim elektrischen Stromtod 973.
- Pupillenkugelform der Amöben 4.
- Purinkörper (Muskel) 457.
- P-Zacke des Ekg 794, 831.
- Quellungserscheinungen am Muskel 133.
- Quellungstheorie der Muskel-tätigkeit 120, 534.
- Quotient, respiratorischer, bei Arbeitsleistung 480.
- Radiolarien, Myoide bei 31.
- Raja, elektrisches Organ 880.
- Reaktionen, nervöse, bei exp. Elektroktion 963.
- Reaktionsänderungen bei Durchströmung von Membranen 693.
- Reaktionsfähigkeit, elektromotorische, von Pflanzen 868.
- Reflexentladung des elektrischen Organs 904.
- Reflextheorie (VULPIAN-CHARCOT) 574.
- Refraktärperiode bei Aktionsströmen 713.
- des elektrischen Organs 903.
- Refraktäre Phase des Nerv-muskelapparats 306.
- Regeneration der Muskeln 552, 557.
- der Muskeln, wachstartige 548.
- Reize, Wirkungen von, auf Flimmerzelle 45.
- Reizleitfähigkeit des pflanzlichen Gewebes 864.
- Reizleitung im Herzen beurteilt aus dem Ekg 829.
- Reizphysiologie, elektrische 657.
- Reizpunkte der Muskeln 583, 596, 601.
- Reizsummation bei Pflanzen 102.
- Reizung, bipolare, von Muskeln 583.
- Resistenzmessung am Muskel 211.
- Resonatorströme, lokale Wirkungen der 995.
- , reflektorische Wirkungen der 996.
- Respiration bei Elektronarkose 981.
- Restitutionswärme des Muskels 514.
- Reststrom des elektrischen Organs 918.
- Rezeptive Substanz des Muskels 237, 312, 327.
- Rezeptive Substanz des Skelettmuskels 209.
- Rheotaxis 69.
- RHUMBLERSches Ausbreitungsphänomen 20.
- Rhodancontractur des isolierten Muskels 241.
- Rollbewegung (Amöben) 23.
- Röntgendiagnostik, Pneumokoniosen 532.
- Röntgenspektroskopie des Muskels 119.
- Ruhe- und Tätigkeitspotentiale, Unterschiede bei Muskeln und Nerven zwischen 767.
- Ruheanaerobiose, Quotient der (Muskel) 518.
- Ruheatmung des intakten isolierten Muskels 482, 490.
- Ruhestoffwechsel des Muskels 213.
- Ruhe- und Aktionsströme von Muskeln und Nerven 703.

- Ruhestrom des elektrischen Organs 918.
 — des Froschmuskels 278.
 — des Muskels, negative Schwankung des 709.
 — der Muskel und Zwischenflüssigkeit 705.
 — des Nerven 738.
 — des (elektrischen) Nerven 909.
 Ruhestrome des Muskels durch Giftwirkung 706.
 — des Nerven und Temperatur 740.
 — des (regenerierten) Nerven 739.
 — der Pflanzen 759.
 — der Pflanzen bei äußerer Asymmetrie 762.
 — der Pflanzen bei innerer Asymmetrie 759.
 — der Pflanzen, Richtungs-umkehr der 765.
 Ruhetonus der Muskeln 200.
 Saitengalvanometer nach EINTHOVEN 703, 786.
 Salzphysiologie des Stielmuskels der Infusorien 35.
 Sarkoplasma, Bedeutung des 122.
 Sarkoplasmakörner 114.
 Säugetiermuskel, Wirkung von HCl 223.
 Saugkraftdifferenzen, polare, bei Pflanzen 871.
 Säurecontractur des isolierten Muskels 283.
 —, physiologische 234.
 — und Dehnbarkeit des Muskels 357.
 Schematisches Gelenk 621.
 Schenkelblock im Ekg 845.
 Schildkrötenherz, Einfluß der Vagusreizung auf Ekg 810.
 Schlagrichtung elektrischer Fische 917.
 Schleudermechanismen bei Pflanzen 106.
 Schleuderzuckungen des Skelettmuskels 149.
 Schließzellen der Pflanzenzellen 99.
 Schneckenfuß, . Bewegungen des 650.
 Schock, reflektorischer, bei experimenteller Elektrokution 969.
 Schrumpfungsmechanismen bei Pflanzen 94.
 Schwellenschicht der Pflanzen 107.
 Schwerkraft, Einwirkung der, auf das Gelenksystem 627.
 Sekundär-elektromotorische Erscheinungen (Polarisationsströme) 682.
 Sekundäre Wirkungen zugeführter Elektrizität 926.
 Selbsthemmung der Milchsäurebildung im Muskel 377.
 Sino-aurikulärer Block des Herzens 839.
 Sinusarrhythmie (Ekg) 838.
 Skelettmuskel, siehe auch unter Muskel.
 —, Histologie 110.
 —, tonische Zustandsformen 207.
 —, Tonus des 197.
 Sklerometer zur Resistenzbestimmung der Muskeln 357.
 Spannungs- oder Belastungsoptimum des Skelettmuskels 346.
 Spannungslängendiagramm des Muskels 509.
 Spannungsleistung und Muskelcontractur 224.
 Spektrum leuchtender Pflanzen 1062.
 — leuchtender Tiere 1082.
 Spermaabewegung, Geschwindigkeit 39.
 Spermakern 27.
 Spermatozoen, Flimmerbewegung 56, 60, 66, 69.
 Sperrtonus, plastischer 198.
 Sperrung bei glatten Muskeln 193.
 Sporangium der Polypodaceen 95.
 Sporenschlauch (Ascus) 98.
 Spitzgurke (Ecballium elaterium) 99.
 Stäbchendoppelbrechung des Muskels 118, 535.
 Staubfäden, contractile 99.
 Statisches Gleichgewicht (Bewegungslehre) 620.
 Statistik elektrischer Unfälle 978.
 Steatogenes, elektrische Organe von 895.
 Stengelquerschnitt (Pflanzenstrom) 762.
 Stenosis mitralis im Ekg 840.
 Stickoxydul, Bildung bei elektrischer Entladung 994.
 Stickstoffverteilung in der Muskulatur 460.
 Stielmuskel (Peritrichen) 34.
 Stoffwechsel, Einfluß von Elektrizität auf den 941, 946.
 Stoffwechsel, elektrisches Organ 921.
 STOKES-ADAMSche Krankheit (Ekg) 794.
 Streckungswachstum (Pflanzen) 75, 82.
 Stromdichte, Bedeutung der, bei Elektrisation 960.
 —, Bedeutung der, bei exp. Elektrokution 969.
 — in Kleinlebewesen 933.
 Stromerzeugung, Theorie der, des elektrischen Organs 921.
 Strommarke, elektrische, bei Durchströmung der Haut 976.
 Stromstöße, Widerstand des Körpers gegen 664.
 „Strömungsströme“ (bioelektrische) 766.
 Strychnintetanus, Aktionsströme im 728.
 Strychninvergiftung der elektrischen Organe 911.
 Substanzen, aktivierende, der Oxydation im Muskel 496.
 Summation am Nervmuskelapparat 307.
 Symbiose von Leuchtbakterien 1064, 1076.
 Sympathicus, Aktionsströme des 754.
 — und Muskeltonus 215.
 Ta-Zacke des Ekg 794, 835.
 Temperatur, Bedeutung für Lichtentwicklung 1068.
 Temperaturabhängigkeit elektrischer Organe 905.
 Temperaturgrenzen der Flimmerbewegung 54.
 — der Lichtproduktion bei Tieren 1079.
 Teilungskoeffizient von Neutralverbindungen (bioelektrische Ketten) 1009.
 Teilungskoeffizienten (Einfluß der Verdünnung) 1027.
 Terminales Wachstum (Pflanzen) 74.
 Tetanus, superponierter, des Skelettmuskels 207.
 Tetanusstarre der Gesamtmuskulatur 205.
 Theorie der bioelektrischen Erscheinungen 999.
 Thermische Zuckung (Skelettmuskel) 253.
 Thermodynamik des elektrischen Organs 921.
 — des Muskels 500.

- Thermodynamische Ableitung der Konzentrationskette (ABEL) 1010.
 — Ableitung der Konzentrationskette (RIESENFELD) 1004.
 Thermoelement zur Messung der Muskelwärme 502.
 Thermoströme des Muskels 708.
 Thigmotaxis 60, 63.
 THOMSENSche Krankheit, Aktionsströme bei 728.
 Tonische Zustände der Muskulatur, Aktionsströme bei 206, 229.
 Tonus, chemischer, des Skelettmuskels 213.
 —, contractiler 198.
 —, glatte Muskeln 192.
 — und Kreatinbildung 214.
 — und Muskelstoffwechsel 213.
 — -Stich 204.
 Tonustheorie 575.
 Torpedo, elektrisches Organ von 884.
 Torpidineen (Zitterrochen) 878.
 Totenstarre 245, 256, 272.
 — und Absterbeverkürzung 245.
 —, kataleptische 258.
 —, Lösung der 139.
 —, Milchsäurebildung bei der 375.
 — und Wärmestarre der glatten Muskeln 256, 257.
 Trägheitshebel von HILL 526.
 Trägheitsmoment, Berechnung des, von Gliedmaßen 622.
 Trägheitsmomente einzelner Körperteile 637.
 Transplantation von Muskeln 540, 555.
 Trichinose, Myositis bei 577.
 Turbellarien, Flimmerbewegung der 63.
 Turgescenzänderungen (Aktionsströme) 874.
 Turgorabnahme infolge Permeabilitätsbedrohung 875.
 Turgordruck (Pflanzen) 97.
 Überlastungskontraktionen des Skelettmuskels 148.
 Überleitungszeit vom Nerv und Muskel 302, 304.
 Ultramikroskopische Untersuchung des Muskels 118.
 Undurchlässigkeit bei Ionen-sieb- und Diphasentheorie 1000.
 Umklammerungsreflex des Frosches 205, 730.
 Unfall, elektrischer, Todesursachen beim 972.
 Unfallstod, elektrischer, anatomischer Befund bei 977.
 Unipolare Reaktion bei elektrischer Pflanzendurchströmung 103.
 Unterstützungstonus (Skelettmuskel) 208.
 Vagusreizung, Einfluß auf Ekg 809.
 Vasomotorentheorie der Muskelatrophie 574.
 Veränderungen des Elastizitätsmoduls des Muskels durch Kreatin 356.
 Veratrin, Muskelwirkung 208, 272, 511, 719.
 — und Nervenstrom 751.
 Veratrinvergiftung des elektrischen Organs 913.
 Verbrennung bei experimenteller Elektrokution 962.
 Verbrennungen durch Starkstrom bei Unfall 976.
 Verdauung, Beeinflussung durch galvanischen und faradischen Strom 941.
 Verletzungsstrom des Muskels 704.
 Verteilungsmodus der Ionen (bioelektrische Ströme) 1033.
 Verteilungssatz von NERNST 1001.
 Vorhof-Ekg, Abweichungen im 839.
 Vorhöfe des Herzens, Einfluß des Vagus auf Ekg 809.
 Vorhofflattern im Ekg 840.
 Vorhofflimmern im Ekg 842.
 — bei elektrischem Unfall 976.
 Vorhofzacke des Ekg 831.
 Vorkammerzacke bei Ekg 794.
 Wachstum von Algen 78.
 —, Beeinflussung durch galvanischen Strom 940.
 — und CO-Gehalt der Luft 93.
 — und mechanische Einflüsse 93.
 — und O-Gehalt der Luft 92.
 — einer Pflanze 79.
 — von Pilzen 78.
 — und Schwerkraft (Pflanzen) 90.
 —, S-Kurve des 80.
 Wachstum und Stimulation (Pflanzen) 93.
 Wachstumsformel nach ROBERTSON 80.
 Wachstumslenkung von Hydromedusen durch elektrischen Strom 939.
 Wachstumsphase, embryonale 72, 75.
 Wachstumsreaktion nach Änderung der Luftflüchtigkeit 92.
 Wachstumsphasen an der Pflanze 73.
 Wachstumsverlauf und Temperatur 88.
 Wadenkrampf, Aktionsströme bei 728.
 Wanddruck pflanzlicher Zellen 97.
 Wärmebildung des Skelettmuskels 500ff.
 Warmblütermuskel, Abkühlungsreaktion 567, 615.
 —, Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureproduktion am Zwerchfell 482.
 Wärmeproduktion bei leuchtenden Organismen 1081.
 Wärmestarre (glatte Muskeln) 256.
 — (Skelettmuskeln) 251, 376.
 Wasseraufnahme ermüdeter Muskeln 138.
 Wasserverschiebungen im Muskel, Theorie der 140.
 Wechselströme, allgemeine Wirkung der niederfrequenten 928.
 —, Leitungswiderstand des Körpers gegen 672.
 —, spezielle Wirkungen der niederfrequenten 956.
 Wechselstrommessungen an Tieren 675.
 WEDENSKY-Phänomen (Muskel) 305.
 Widerstand der Nerven bei Prüfung mit Gleichstrom 678.
 — des elektrischen Organs 918.
 Widerstandsmessungen am Nerven 702.
 „Wirksamer Querschnitt“ bei der Muskelkontraktion 355.
 — am Nerven (MUNK-HERMANNsche) 702.
 Wirkwiderstand des menschlichen Körpers 673.
 — von Meerespflanzen 676.
 Wulst, idiomuskulärer 168.
 Wurzelwachstum 78.

- Zehenstand, Statik des 642.
 Zellkern (Rolle bei Flimmerbewegung) 65.
 Zellteilung (Plasmaströmung) 28.
 Zellteilungsenergie (Einfluß vom äußeren Faktoren auf die) 82.
 Zentralnervensystem, willkürliche Aktionsströme bei krankhaften Zuständen des Muskels 728.
 Zentren, nervöse, des elektrischen Organs 916.
 Zerklüftung, anisotonische, des Muskels 545.
 Zitterfische, Geschichtliches 876.
 —, Spannung ihres Schlages 878.
 —, Phylogenese 915.
 Zitterfischschlag, Richtung des 917.
 Zuckerlösungen (isotonische), Muskelnarkose durch 324.
 Zuckung, thermische, des Muskels 253.
 Zuckungen, fibrilläre, des Skelettmuskels 273, 330.
 Zuckungsformel, Umkehr bei Entartungsreaktion 602.
 Zuckungsträgheit des Muskels 596, 614ff.
 Zungenbewegungen, Mechanik der 650.
 Zwischenelektrolytketten (BAUER) 1034.
 — (CREMER) 1030.

Druck der Spamerschen Buchdruckerei in Leipzig.



Date Due

JAN 17 1949

371-9, '29

QP31 Handbuch der normalen und
H22 pathologischen Physiologie...

v.8:2

27016

1928

E. Stern

JAN 17 1949 APR 21 1949

27016

